LEGFÖHRENWALD UND GRÜNERLENGEBÜSCH

EINE VERGLEICHEND ÖKOLOGISCHE STUDIE UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER LICHTSTIMMUNG DER BESTANDESBILDNER UND DER BELEUCHTUNGSVERHÄLTNISSE IHRES UNTERWUCHSES

VON

DR. LUDWIG LAMMERMAYR

PROFESSOR AM STAATSREALGYMNASIUM IN GRAZ

MIT 6 TEXTFIGUREN

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 15. MAI 1919.

Einleitung.

Als pflanzengeographisch bedeutsame Formationen, als zumeist auch scharf von ihrer Umgebung abgegrenzte physiognomische Einheiten haben jene Gürtel von Zwergsträuchern, welche, von *Pinus montana* oder *Alnus viridis* gebildet, sich von der oberen Baumgrenze bis zur unteren Grenze der zusammenhängenden alpinen Wiesenformation einschieben (»infraalpine« Formation Drude's), und, »den hochstämmigen Wald gewissermaßen in einer den Umständen angepaßten Form nach oben zu vorschieben« (Gremblich), von jeher eingehende Beachtung und vielseitige Durchforschung erfahren. Wenn wir heute über die örtliche Verbreitung beider im Gebirge, die Breite ihrer Bestandesgürtel, über ihre Abhängigkeit vom Substrate sowie über ihre Begleitvegetation eingehend unterrichtet sind, so verdanken wir dies in erster Linie den grundlegenden Arbeiten Kerner's, an welche sich in neuerer Zeit die einschlägigen Untersuchungen von Gremblich, Beck, Schroeter, Vierhapper und Scharfetter mit Erfolg angereiht haben. Dennoch bleibt noch eine Fülle von Problemen zu lösen und noch immer Raum genug für eine Behandlung des Stoffes nach neuen Gesichtspunkten. In dieser Hinsicht schwebte mir vor allem die von Wiesner begründete und seither von seiner Schule mit Erfolg ausgebaute lichtklimatische Forschungsmethode vor Augen, wie sie zum Beispiel den Arbeiten von Furlani (Bedeutung des Unterlichtes für die *mediterrane Macchia*), Morton (Biologie einiger Höhlen im Quarnerogebiete), Zmuda (Über die Vegetation der Tatraer-Höhlen) und meinen eigenen Untersuchungen über die grüne Pflanzenwelt der Höhlen zugrunde gelegt ist. In dem von der pflanzengeographischen Kommission der Schweizer naturforschenden Gesellschaft in Zürich 1916 herausgegebenen

Programme für geobotanische Arbeiten (Verfasser Rübel-Schroeter-Brockmann) wird denn auch die Erforschung der Lichtgenußverhältnisse als eines wichtigen, ökologischen Faktors der einzelnen Pflanzengesellschaften vollauf gewürdigt und werden speziell einschlägige Beobachtungen (»Lichtgenuß der Schichten in verschiedenen Laub- und Nadelwäldern«) in einem möglichst begrenzten Gebiete der Alpen als höchst wünschenswert bezeichnet. Bei der Auffassung der in Frage kommenden Pflanzengemeinschaften schließe ich mich der herrschenden Ansicht an, nach welcher sowohl die Formation der Legföhre als auch jene der Grünerle als Zwerg- oder Miniaturwälder, vielfach auch als Reste (Unterholz) ehemaliger hochstämmiger Baumbestände aufzufassen sind.

Die zu lösenden Fragen erstrecken sich in erster Lienie auf die Ermittlung der Lichtstimmung beider Bestandesbildner, auf das verschieden abgestufte Lichtbedürfnis ihres Unterwuchses, den photometrischen Charakter und anatomischen Bau der Assimilationsorgane von *Pinus montana* und *Alnus viridis*, das Aufsteigen von Schattenpflanzen im Schutze beider Bestandesgürtel, den eventuellen Einfluß des Lichtes auf die artliche Zusammensetzung der im Schatten beider angesiedelten Begleitvegetation und dergleichen mehr. Zur Ausführung dieser Untersuchungen hatte ich ursprünglich für den Legföhrenwald das Gebiet der Eisenerzer Schieferalpen (Reiting und Reichenstein), für das Grünerlengebüsch den Bösensteinstock und die Gleinalpe in Aussicht genommen. Schwierigkeiten verschiedener Art, wie sie das Kriegsjahr 1918 mit sich brachte, aber auch Erwägungen anderer Art ließen mich davon Abstand nehmen und eine andere Wahl treffen, die den nicht zu unterschätzenden Vorteil bot, den bedeutsamen Einfluß verschiedenen Substrates speziell auf die Zusammensetzung des Legföhrenwaldes gebührend würdigen zu können. So erkor ich als Arbeitsgebiet für den Legföhrenwald einerseits das Gebiet um den Giglachsee in den Schladminger Tauern, wo *Pinus montana* auf Urgestein stockt, andererseits die Umgebung der Hofpürglhütte an der Bischofmütze bei Filzmoos, den Natterriegel in den Hallermauern bei Admont und den Hochlantsch bei Mixnitz, wo überall Kalk die Unterlage bildet, für die Untersuchungen im Grünerlengebüsche das Gebiet der Glein- und Stubalpe (Rappelkogel, Speikkogel, Ameringkogel), sowie das Gebiet im Aufstiege zum Giglachsee, wo überall *Alnus viridis* auf Urgestein stockt. Endlich wurde vergleichshalber noch das Vorkommen letzterer Art in der Umgebung von Graz herangezogen.

Der Legföhrenwald.

Lichtgenuß der Legföhre (Pinus montana).

Über den Lichtbedarf, beziehungsweise Lichtgenuß dieses Nadelholzes liegen bisher so gut wie keine exakten, das heißt zahlenmäßige Angaben vor. Die Charakterisierung der Lichtstimmung dieser und verwandter Pinusarten in der Literatur geht, wie allgemein vor Wiesner, über Schätzungen und Vergleiche nicht hinaus. Hauptsächlich vom Standpunkte des Forstbetriebes aus sind für unsere wichtigsten Waldbäume, wiederholt Lichtbedarfsreihen aufgestellt worden, in denen aber die *Pinus*-Arten recht verschieden bewertet erscheinen. So stellt Migula *Pinus silvestris* neben *Betula verrucosa, Juniperus communis* und *Populus tremula* an erster Stelle und reiht daran in absteigender Folge: *Larix, Picea, Abies, Taxus,* eine Reihenfolge, die, auf rein empirischen Wege gewonnen, zwar nicht exakt, aber immerhin brauchbar ist. Dieselbe Anordnung finden wir bei Neger. Er fügt noch hinzu, daß *Pinus silvestris* um so höhere Ansprüche an das Licht stelle, je ungünstiger der Standort sei. *Pinus austriaca* = *Pinus nigricans* ist nach ihm weniger lichtbedürftig als *P. silvestris,* und *P. Cembra* stellt ebenfalls an Licht nur mäßige Ansprüche. Gayer stellt *Larix decidua* voran, dann *Betula verrucosa, Pinus silvestris, P. montana, Populus tremula, Salix* und *Quercus,* wogegen er *Pinus nigra, P. Strobus, P. Cembra* als mehr indifferent bezeichnet. Warming gruppiert folgendermaßen: *Larix, Betula, Alnus, Populus, Pinus.* Klein nennt *Larix* das lichtbedürftigste aller Nadelhölzer. Schroeter bezeichnet *Pinus montana* als mehr lichtbedürftig wie *P. Cembra,* womit unter anderem der anatomische Bau der Assimilationsorgane beider gut im Einklange steht. Man muß übrigens, um irrtümlichen Auffassungen zu entgehen, bei Charakterisierungen solcher Art wohl die Bezeichnungen: »lichtbedürftige« und Lichtholzart auseinanderhalten. Mit letzterem Namen will der Forstmann die Eigenschaft eines

bestandesbildenden Baumes, mehr oder weniger Licht durchzulassen, also die Art, verschieden tief zu schatten, mit ersterem dagegen die Verschiedenheit der Ansprüche an die Beleuchtung des Standortes, also den eigentlichen Lichtempfang von außen, kennzeichnen. Wiesner verdanken wir die erste, auf photometrischen Messungen beruhende und daher allein wissenschaftlich brauchbare Charakterisierung des Lichtgenusses unserer wichtigsten Nadelhölzer. Nach ihm ergibt sich folgende Anordnung: *Larix decidua* ($L = 1-\frac{1}{5}$), *Pinus nigra, P. Laricio* ($L = 1-\frac{1}{11}$), *Picea excelsa* ($L = 1-\frac{1}{40}$), *Abies pectinata* ($L = 1-?$), *Taxus baccata* ($L = 1-\frac{1}{80}$). Vergleichsweise sei noch bemerkt, daß der Lichtgenuß von *Betula verrucosa* nach Wiesner $1-\frac{1}{9}$ beträgt.

Das Maximum des Lichtgenusses von *Pinus montana* (durch die Stärke des jeweiligen Außenlichtes gegeben) kann nach meinen Beobachtungen ebenfalls den Wert 1 erreichen. Besonders häufig ist dies in der Nähe ihrer oberen Verbreitungsgrenze ($\pm$ 2000 *m*) der Fall. Aber auch in tieferen Lagen, oft schon wenig oberhalb der Waldgrenze, fließt dem Baume speziell an nach Süden geneigten Hängen, oft ein Licht von der Stärke $\frac{1}{1\cdot 5}$ und darüber zu. In Ost- und Westlagen begnügt er sich mit geringeren Intensitätswerten ($\frac{1}{2}, \frac{1}{3}$), in NW- und N-Lagen sinkt das Außenlicht oft bis auf $\frac{1}{4}$. Zur Auffindung des Minimums hat man bekanntlich jene minimale Stärke des Innenlichtes in der Krone festzustellen, bei der noch Blatt-, beziehungsweise Knospenbildung erfolgt. Dieser Wert liegt in Höhen zwischen 1500—1800 *m* ungefähr bei $\frac{1}{8}$, an der oberen Verbreitungsgrenze (1970 *m*) bei $\frac{1}{7}$. Im Grazer botanischen Garten (370 *m*) kultivierte Exemplare wiesen ein Minimum von $\frac{1}{8}$ auf. Dieser Befund steht mit dem — auch bei der Legföhre — nachgewiesenen Ansteigen des Lichtgenuß-minimums mit der Seehöhe zunächst in einem gewissen Widerspruche. Es ist aber zu bedenken, daß es sich hier um eine aus Samen kultivierte Hochlandspflanze handelt, an der neben anderen Eigentümlichkeiten, wie Wuchsform, auch das Lichtgenußminimum, wenigstens durch Generationen, erblich festgehalten wird. Die Lage des Minimums eines Baumes steht aber auch in inniger Beziehung einerseits zu dem Grade der Überschattung, den er noch erträgt, andererseits zur Stärke des Schattenlichtes, das durch sein Laubdach hervorgerufen wird. Geht nämlich die Stärke des Schattenlichtes eines Schirmbaumes unter das Minimum des Lichtgenusses der überschirmten Arten herab, so ist ein Gedeihen derselben nicht mehr möglich. Der untere Grenzwert der noch erträglichen, beziehungsweise ertragenen Beschattung gibt also in manchen Fällen einen ziemlich genauen Anhaltspunkt für die Ermittlung der Lage des Minimums der überschirmten Art. Auch hierüber liegen, die Pinusarten betreffend, einige allgemein gehaltene Angaben aus früherer Zeit vor. So sagt Kerner, daß die Kiefer weder in der Jugend noch später Schatten ertrage. Wird sie beschattet, so geht sie zwar nicht gleich zugrunde, aber ihre Benadelung wird schwächer. *Pinus nigra* dagegen gedeihe in der Jugend auch im Schatten größerer Bäume. Vierhapper bemerkt, daß die Legföhre die Konkurrenz mit geschlossenem Baumwuchs nicht zu bestehen vermag. Schroeter betont, daß *Pinus montana* ziemlich dichten Bestandesschluß gut vertrage, ebenso die Beschirmung durch *Larix, Betula, Pinus Cembra,* lichtstehende *Picea excelsa,* nicht aber den Schatten dichtgeschlossener Wälder letzterer Baumart. Gremblich führt an, daß im Schutze von Föhren oft wahre Prachtexemplare der Legföhre zu beobachten sind. Ich hatte Gelegenheit, die Überschirmung der Legföhre durch *Picea excelsa, Larix, Fagus* und *Acer Pseudoplatanus* näher zu studieren und fand, daß der stärkste ertragene Grad der Überschattung nicht unter $\frac{1}{6}$ herabging. Dies war unter *Picea* in 1400 *m* Seehöhe der Fall. *Pinus montana* war hier nur an der Peripherie des Schattenkreises, und zwar südseitig, entwickelt. Ähnlich verhielt sich die von *Fagus* überschirmte Legföhre. Auch sie hielt sich streng an die Peripherie des Schattenkreises, südseitig, wo sie einem Schattenlichte von der Intensität $\frac{1}{2}$ ausgesetzt war. Unter *Acer Pseudoplatanus* ging sie nur südseitig, bis in ein Schattenlicht

von der Stärke $\frac{1}{3}$. Dagegen traf ich *Pinus montana* unter *Larix* wiederholt allseits um den Schirmbaum entwickelt und ganz an denselben herantretend, in einem Schattenlichte von $\frac{1}{1 \cdot 6}$ an. Dasselbe Verhalten zeigte *Pinus montana* auch bei der Überschirmung durch *Pinus Cembra*, in einem Schattenlichte von $\frac{1}{2 \cdot 2}$, wie ich im Sommer 1919 nächst der Heßhütte (1635 *m*) zu beobachten Gelegenheit hatte. Daß *Larix* gleich *Betula* außerordentlich licht schattet, ist ja allgemein bekannt. Wiesner bestimmte das Schattenlicht der Lärche in einem Falle mit $\frac{1}{4}$: ich fand es bei Graz mit $\frac{1}{6}$. Als Schattenlicht der Birke beobachtete ich, ebenfalls bei Graz, die Werte $\frac{1}{3} - \frac{1}{5}$. Bei beiden Bäumen tragen offenbar Form und Stellung der Assimilationsorgane, sowie die hängenden Zweige sehr wesentlich zur geringen Herabsetzung ihres Schattenlichtes bei. Auch ist zu bedenken, daß im Schattenlichte tief schattender Bäume, wie *Fagus, Acer, Picea,* den Anteil an physiologisch unwirksamem (durch die Blätter gegangenem) Lichte offenbar ein höherer ist, als unter lichtschattenden Schirmbäumen, wie *Pinus, Larix, Betula*, worauf ja auch die reichere Bodenvegetation unter letzteren hindeutet. Die Stärke dieses Schattenlichtes nun steht bei jeder Baumart ebenfalls in einer, wenn auch nicht so innigen Beziehung zur Lage ihres Minimums, wie der Grad der ertragenen Überschattung. Sie kann nämlich entweder gleich dem Minimum des Lichtgenusses des Baumes oder aber ober-, beziehungsweise unterhalb desselben gelegen sein. Nach Migula schattet *Betula* sehr wenig, *Larix* und *Pinus* wenig. Nach Graebner bilden *Betula* und *Larix* die lichtesten Bestände, schattet *Abies* weniger tief als *Picea*. Neger bezeichnet *Pinus* und *Larix* als »Lichthölzer«, *Picea, Abies, Pinus montana, P. nigra, P. Cembra, Fagus* als »Schattenhölzer«. Nach Griesebach erzeugt die Fichte in geschlossenen Beständen den tiefsten Schatten, schattet Zirbe tiefer als Lärche. Zederbauer führt als »Lichtholzarten«: *Pinus, Larix, Betula*, als »Schattenhölzer«: *Picea, Abies, Fagus* an. Vierhapper bezeichnet *Pinus montana* als Lichtholzart, aber in viel geringerem Grade als *P. silvestris*, mit welcher verglichen sie einen viel höheren Grad des Bestandesschlusses verträgt. Cieslar hat ermittelt, daß von den Kronen eines gelichteten Bestandes von *Pinus nigra* 60%, *Abies pectinata* 80%, *Fagus silvatica* 90% des einstrahlenden Lichtes zurückgehalten werden, was, auf Außenlicht von der Stärke 1 bezogen, für das jeweilige Schattenlicht im Werte $\frac{1}{2 \cdot 5}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{1}{10}$ ergibt. Wiesner fand das Schattenlicht von *Larix* im Mittel mit $\frac{1}{4}$, von *Picea* zwischen $\frac{1}{40} - \frac{1}{90}$, *Pinus* $\frac{1}{11}$. Ich bestimmte das Schattenlicht von *Betula verrucosa* und *Pinus silvestris* bei Graz und fand ersteres zwischen $\frac{1}{3} - \frac{1}{5}$, letzteres im äußersten Falle $\frac{1}{15}$ (gleich dem Minimum ihres Lichtgenusses). Auch *Pinus montana* gehört zu jenen Baumarten, bei denen die Intensität ihres Schattenlichtes in geschlossenen Beständen, wie bei *Picea,* weit unter das Minimum des Lichtgenusses sinken kann. So fand ich es in 1500 *m* Höhe (Hofpürglhütte) in einem 2 *m* hohen Bestand bis auf $\frac{1}{30}$ herabgehend. Diese Abschwächung des Schattenlichtes ist nicht strenge proportional der jeweiligen Bestandeshöhe. In nur meterhohen Beständen beobachtete ich oft ein Absinken auf $\frac{1}{25}$, in einem 0·8 *m* hohen Bestande (1970 *m*, Giglachsee) auf $\frac{1}{20}$, und selbst am Grunde eines nur 0·5 *m* hohen Legföhrengestrüppes (1910 *m*, Natterriegel) noch immer auf $\frac{1}{2} - \frac{1}{4}$. Immerhin ist im selben Maße, wie die Höhe der Legföhrenbestände mit der Annäherung an ihre obere Verbreitungsgrenze abnimmt, ein, wenn auch nicht gesetzmäßiges Ansteigen ihres Schattenlichtes nicht zu verkennen, dessen Stärke dann in ihren obersten, artenreinen Beständen nicht selten beträchtlich oberhalb ihres Minimums gelegen ist. Schroeter bemerkt, daß, obwohl Legföhrenbestände oft selbst sehr schattend sind, doch in ihnen der Nachwuchs gut aufkommt und Klein führt an, daß die im Alter sehr lichtbedürftige *Pinus Cembra* in der Jugend

viel Schatten ertragen kann und in dieser Zeit am besten zwischen Krummholz und Alpenrosen gedeiht. Auch Gremblich hebt hervor, daß »die Zundern oft in mehrere Meter hohen Exemplaren sich mit ihren dicht benadelten Ästen so enge aneinanderschließen, daß durch dieses Laubdach die Sonnenstrahlen nur verstohlen durchblicken können«. Übrigens darf man nicht vergessen, daß nicht nur die dichtgedrängte Benadelung, sondern auch die charakteristische Wuchsform der Legföhre, die dicken, hin und her gewundenen, oft in geringer Höhe über dem Boden verlaufenden Äste es sind, die eine sehr ausgiebige Beschattung hervorrufen. So bestimmte ich nächst der Hofpürglhütte unter einem weit ausladenden, wenige Zentimeter über dem Boden verlaufenden Legföhrenaste das Schattenlicht mit $\frac{1}{18}$. Zur Bildung eines sogenannten »toten« Waldschattens (der, in unseren schattigsten Wäldern bei $\frac{1}{70} - \frac{1}{90}$ außer Grasanflügen und soredialen Flechtenansätzen keiner grünen Pflanze mehr die Existenz ermöglicht), kommt es auch in den dichtesten Legföhrenbeständen wohl nie, daher auch bei der weitestgehenden Lichtabschwächung in ihnen noch immer den Phanerogamen keine Grenze gesetzt ist, wenn sie auch an Zahl allmählich zurücktreten. Unverständlich ist mir daher die bei Grisebach zu findende Notiz, daß »beim Krummholze die gedrängten Nadeln nach oben zu plattenförmigen Polstern angeordnet sind, die im Winter die schwersten Schneemassen zu ertragen vermögen, wodurch aber auch jede andere Vegetation am Boden ausgeschlossen ist«. Zutreffend sagt dagegen Gremblich: »Ausschließliche Zundernbestände, die gar keine anderen Pflanzen aufkommen lassen, sind wohl nirgends zu beobachten«. Wie der Augenschein lehrt, ermöglicht das Schattenlicht des Legföhrenwaldes in allen seinen Abstufungen seiner Stärke einer oft sehr artenreichen und üppigen, aus Sträuchern und Stauden bestehenden Phanerogamen- und Kryptogamenvegetation auskömmliche Existenz. Für nicht wenige Schattenpflanzen, besonders tiefere Lagen, ist der Übertritt aus dem dunklen Bergwald, dessen Schattenlicht noch an seiner oberen Grenze einen hohen Grad von Abschwächung erreicht (wie ich durch Messungen nächst der Hofpürglhütte feststellte, bei Tanne bis auf $\frac{1}{30}$, bei Fichte bis auf $\frac{1}{45}$!) in den helleren Legföhrenwald, der in dieser Beziehung das Bindeglied zwischen vorigem und der frei exponierten Matte darstellt, mit einem bedeutenden Lichtzuschuß verbunden, der den durch die höhere Lage bedingten Wärmeausfall einigermaßen kompensiert. Bevor ich auf die Schilderung der Begleitvegetation der Legföhrenbestände eingehe, sei noch folgendes betont: Was in der Literatur unter der Bezeichnung, »im Krummholze« wachsend, angeführt wird, bezieht sich zumeist auf die Krummholzregion im weiteren Sinne, während für meine Zwecke nur jene Angaben in Betracht kommen, welche sich auf Arten beziehen, die ausschließlich als »unter Krummholz« oder »im Schatten« desselben wachsend angeführt werden. Denn neben Pflanzen der Krummholzregion, die den lichteren Rand oder den tiefen Schatten der Legföhrenbestände aufsuchen, gibt es auch nicht wenige, denen nur das freie ungeminderte Licht der Höhe zusagt, die höchstens an den freien Stellen zwischen den Legföhrenbeständen, niemals aber im Innern derselben dauernd festen Fuß zu fassen vermögen. So treten, nach meinen Beobachtungen, auch wenn sie als bodenständige Pflanzen in unmittelbarster Nähe sich vorfinden, folgende Arten niemals in den Schatten der Legföhre ein: *Botrychium Lunaria, Eriophorum vaginatum, Nigritella angustifolia, Dianthus alpinus, Heliosperma quadrifidum, Silene acaulis, Papaver alpinum, Dryas octopetala, Primula Auricula, Saxifraga Aizoon, Pinguicula alpina, Linaria alpina, Gentiana vulgaris, G. rhaetica, Achillea Clavenae, Pedicalaris verticillata,* echte Kinder des Lichtes, welche, vergleichsweise bemerkt, auch in Höhlen der Hochlage schon eingangs zurückbleiben oder gänzlich fehlen. Aber auch manche Pflanzen tieferer Lagen, die in die Region des Krummholzes aufgestiegen sind, wie *Lotus corniculatus, Parnassia palustris, Brunella grandiflora, Melampyrum silvaticum, Hypericum quadrangulum, Carlina acaulis,* sah ich fast nie in den Schatten desselben eintreten. Wenn Schroeter, dieser ausgezeichnete Kenner der Schweizer Alpenflora, unter den als Unterwuchs der Legföhre beobachteten Arten *Dryas octopetala*

und, was mich noch mehr befremdet, auch *Gnaphalium Leontopodium* anführt (auf Dolomitschutt, 1850 *m*, Scarltal, Ofengebiet), so dürfte es sich hier wohl nur um vereinzelte, vielleicht vorübergehende Ausnahmsfälle handeln, zumal er an anderer Stelle *Dryas* ausdrücklich als Bewohner der offenen Stellen eines Legföhrenbestandes ausführt und hinzufügt, daß die Pflanze als Xerophyt auch windoffene Lagen nicht scheue. Wie am Rande unserer hochstämmigen Wälder, im »Vorholze«, eine ganze Anzahl relativ lichtbedürftiger Arten aus den angrenzenden offenen Formationen eine geeignete Heimstatt findet, wie hier, nach Kerner, der Zufluchtsort speziell für die Pflanzen der Holzschläge sich befindet, so sind auch die Ränder der Legföhrenbestände von einer ganz charakteristischen Vegetation besetzt, die eben nur noch den lichten Schatten dieses Standortes verträgt. Die systematische Zusammensetzung dieses »Legföhrenvorholzes« ist schon von Kerner eingehend beschrieben worden. Fast regelmäßig säumt den Rand des Legföhrenwaldes, oft einen förmlichen Gürtel bildend, eine niedere Schicht immergrüner Ericineen *(Rhododendron hirsutum, Rh. ferrugineum, Erica carnea, Daphne striata)* »Kinder des Lichtes«, wie Kerner speziell von *Rhododendron* und *Erica* sagt, »denen der dunkle Schatten des geschlossenen Waldes nicht zusagt, die im Schatten blütenlos bleiben«. *Rhododendron hirsutum* geht im Schatten des Krummholzes bis zu einer Lichtabschwächung auf $\frac{1}{8}$ (in Höhlen bis $\frac{1}{12}$, aber blütenlos), *Rh. ferrugineum* etwas weiter bis $\frac{1}{13}$. Vorzugsweise an den Rändern, bei einer Schattenlichtstärke von $\frac{1}{3}$, wurden weiters beobachtet: *Tofieldia calyculata, Platanthera bifolia, Silene inflata, Geum montanum, Rubus saxatilis, Scabiosa lucida, Aster alpinus, Buphthalmum salicifolium,* sämtliche blühend, ferner *Aspidium lobatum*. *Silene inflata* wird von Stebler-Volkart als »lichtfordernd« bezeichnet. Die Monocotyledonen haben fast allgemein ein relativ hohes Lichtgenußminimum. Ebenso ist die bemerkenswerte Tatsache, daß annuelle Pflanzen den Legföhrenbeständen fast durchwegs fehlen, in erster Linie auf den von Wiesner betonten Umstand zurückzuführen, daß sie in der Regel ein hochliegendes und niemals ein (zweites) anomales Minimum besitzen, durchwegs freie Exposition verlangen und keine wesentliche Einschränkung ihres Lichtgenusses dulden (gleich den Zweijährigen, bei denen aber die Tendenz zur Anpassung an geringere Intensitäten häufiger vorkommt). Überdies tritt der annuelle Typus an und für sich in der alpinen Region — mit ihrer kurzen Vegetationszeit — gänzlich zurück und nimmt von unten nach oben zu rasch ab. So geben Bonnier-Flahault in den französischen Westalpen für 14 Genera zwischen 200—600 *m* 60% zwischen 600—1800 *m* 33%, über 1800 *m* nur mehr 6% annuelle an. Kerner berechnet für die gesamte Alpenflora über 2000 *m* 4%, Heer 3·84% annuelle Pflanzen. Vergleichsweise sei angeführt, daß Cieslar für den doch lichten Schwarzföhrenwald nur 4% ein- bis zweijährige Arten nachgewiesen und Kerner für den Föhrenwald (*Pinus silvestris*) 12% ein- und zweijährige Arten berechnet hat. Bis zu einer Abschwächung auf $\frac{1}{4}$ wurden beobachtet: *Luzula silvatica, Gymnadenia odoratissima, Salix glabra, Larix europaea, Galium austriacum, Phyteuma orbiculare, Stachys Jacquini, Globularia cordifolia*, teils blühend, teils fruchtend. Auch Scharfetter führt für die Legföhrenbestände des Dobratsch als speziell »im Alpenrosengebüsch«, also wohl an den Rändern wachsend, an: *Gymnadenia odoratissima, Globularia cordifolia, Stachys Jacquini, Phyteuma orbiculare* (»lichtliebend«), *Buphthalmum salicifolium*. Bis $\frac{1}{5}$ gingen: *Lycopodium Selago, Alnus viridis* (auch bei Graz mit Vorliebe Randpflanze der Bestände von *Pinus silvestris*), *Fragaria vesca* (»lichtfürchtend«?). Bis $\frac{1}{6}$: *Daphne Mezereum* (typische Waldrandpflanze), *Primula elatior* (»lichtmeidend«?), *Aconitum Vulparia, Helleborus niger, Thalictrum aquilegifolium* (nach Kästner Waldrandpflanze), *Atragena alpina, Erica carnea* (»lichtliebend bis lichtmeidend«), *Ranunculus platanifolius, Lamium luteum* (Waldrandpflanze), *Mulgedium alpinum* (»lichtliebend«) *Ribes alpinum* (geht aber noch in tieferen Schatten), *Asplenium viride*. Bis $\frac{1}{7}$: *Veratrum album* (»lichtmeidend bis lichtfürchtend«), *Centaurea montana, Blechnum Spicant* Bis $\frac{1}{8}$: *Aconitum Napellus,*

Rosa pendulina, Corthusa Mathioli, Sorbis Aucuparia, Aspidium montanum, A. Lonchitis, Phegopteris Robertiana. Bis $\frac{1}{10}$: *Chrysanthemum corymbosum, Potentilla aurea* (»lichtliebend«), *Aposeris foetida, Soldanella montana.* An der oberen Grenze des Krummholzes treten auch manche der bisher aufgezählten Arten inmitten der aufgelockerten Bestände desselben, als Bestandteile der Oberschicht in gleicher Höhe mit den niedrigen Legföhrenkronen und daher gleich diesen gut beleuchtet, auf, so *Rosa pendulina, Sorbus Aucuparia* u. a. Vielfach sind die Randpflanzen der Legföhrenbestände dieselben, die nach Kerner als Besiedler von Schlägen im Legföhrenwalde neben oder nacheinander auftreten, anfänglich Arten, deren Samen durch den Wind herbeigeführt werden, wie zum Beispiel *Salix glabra*, zu denen sich später Arten mit genießbaren Früchten, wie *Fragaria, Rubus, Rosa, Sorbus* gesellen. Wo die Legföhre, wie auf Geröll, gleich der übrigen Vegetation niemals geschlossene Bestände bildet, findet, wie Gremblich hervorhebt, die dortige bodenständige Vegetation wohl anfangs unter den vereinzelten Legföhrenbüschen Schutz, wird aber bald mit zunehmender Beschattung von ihnen verdrängt (so *Linaria alpina, Biscutella laevigata, Papaver alpinum, Moehringia, Saxifraga* und *Hieracium*-Arten. Tiefer treten in den Legföhrenschatten, das heißt ins Innere der Bestände ein. Bis $\frac{1}{13}$: *Rhododendron ferrugineum*; $\frac{1}{14}$: *Euphorbia austriaca, Centaurea pseudophrygia, Homogyne alpina* (»lichtfürchtend«), *Astrantia maior, Athyrium filix femina*; $\frac{1}{16}$: *Vaccinium Myrtillus* (»lichtfürchtend«), *Viola biflora* (»lichtfürchtend«); $\frac{1}{17}$: *Phegopteris Dryopteris, Ph. polypodioides*; $\frac{1}{18}$: *Lysimachia nemorum* (nach Kästner Pflanze des Waldinnern, *Crepis aurea* (»lichtliebend«?), *Polytrichum strictum*, fertil, 1970 *m*, *Hypnum Schreberi*, steril, *Cladonia rangiferina*; $\frac{1}{19}$: *Saxifraga rotundifolia, Rubus Idaeus, Alchemilla alpina* (»lichtliebend«?), *Lonicera alpigena, Aconitum Napellus, Picea excelsa*; $\frac{1}{20}$: *Ribes alpinum, Geranium silvaticum* (»lichtliebend«?), *Gentiana asclepiadea, Sorbus chamaemespilus, Vaccinium Vitis Idaea* (»indifferent«), *Oxalis Acetosella, Erica carnea* (blütenlos; zweites anomales Minimum?) (»lichtliebend bis lichtmeidend«), *Hylocomium triquetrum*, steril, *Pseudoleskea catenulata*, steril, *Polytrichum formosum*, steril, *Cetraria islandica.* Bis in den tiefsten Legföhrenschatten, $\frac{1}{30}$ geht noch *Paris quadrifolia, Hylocomium splendens* (steril, 1500 *m*), *Dicranum scoparium* (fertil, 1500 *m*). In einer Felsnische, welche durch überhängende Legföhren stark verdunkelt war, fand ich *Paris quadrifolia* sogar noch bei $\frac{1}{40}$ in einer sehr charakteristischen Wuchsform. Die sonst horizontal, auf Oberlicht eingestellten, vom Stengel emporgehobenen vier Quirlblätter, waren hier am schlaffen, dem Boden anliegenden Stengel, dessen negativer Geotropismus völlig aufgehoben erschien, vertikal nach stärkerem Vorderlichte eingestellt und von tiefdunkelgrüner Farbe. (Eine ähnliche Wuchsform wird für *Stellaria nemorum* in Nischen von Seefried angeführt.) Etiolierte Pflanzen wurden in Legföhrenbeständen ebensowenig wie zum Beispiel in Höhlen beobachtet. Solche sind ja auch — nach Wiesner — in der Natur nur ganz ausnahmsweise zu finden, da sie im Kampfe mit der anspruchsloseren Konkurrenz alsbald unterdrückt werden. Der photometrische Charakter und die morphologische Ausprägung der Blätter einer und derselben Art weist nicht selten beträchtliche Unterschiede auf, je nachdem die Pflanze im Legföhrenschatten oder an freien Stellen wächst. So beobachtete ich am Giglachsee in 1950 *m* Höhe *Rhododendron ferrugineum* am Rande der Legföhrenbüsche bei $L = \frac{1}{11}$ mit typisch euphotometrischen, dunkelgrünen, glänzenden Blättern, während an freistehenden Exemplaren der euphotometrische Charakter weit weniger ausgeprägt, das Kolorit ein viel helleres war.

Furlani gibt an, daß *Rhododendron ferrugineum* im Bestande mit *Pinus Cembra* einen Blätterlichtschirm ausbildet, während es in vollkommen freien Lagen, bei höherer Lichtintensität, aber geringerer Wärme, nahezu alles Licht einläßt. In der Nähe der Hofpürglhütte traf ich im helleren Krummholzschatten häufig *Helleborus niger* bei $\frac{1}{6}$. Die Blätter waren dann typisch euphotometrisch, flach, während sie auf der benachbarten Alpenwiese panphotometrisch, im Sinne schwach convexer Hohlformen entwickelt waren. Sehr bemerkenswert erscheint mir daß auch, *Lamium luteum* im Krummholzschatten bei $\frac{1}{6}$ keinerlei Panaschüre aufweist. Nach Kerner sind »Silberflecke« ein Förderungsmittel der Transpiration, was ja im Hinblick auf den großen Feuchtigkeitsgehalt der Luft gerade in dieser Höhenlage nicht unangebracht erschiene. Andrerseits aber sind, nach Haberlandt, Silberflecke zur Perzeption der Lichtrichtung nicht geeignet. Gerade darauf können aber Schattenpflanzen um so weniger verzichten, je schwächer das ihnen zufließende Licht ist. Das durchgängige Fehlen der Panaschüre bei Höhlenpflanzen (speziell wieder bei *Lamium luteum*), wie bei Bewohnern des Krummholzschattens scheint mir sehr zugunsten der Haberlandt'schen Deutung zu sprechen. Daß im letzteren Falle die Panaschüre schon bei relativ geringer Lichtabschwächung aufgegeben wird, ist vielleicht aus dem Ansteigen des Lichtgenußminimums mit der Seehöhe zu begreifen. An *Lamium luteum* habe ich übrigens auch im Krummholze den sonst an schattigen Standorten häufigen Blauglanz ihrer Blätter niemals beobachtet. Lehrreich war in dieser Hinsicht der Vergleich mit dem Verhalten von *Asarum europaeum* in der alpinen Gruppe des Grazer botanischen Gartens (im Freien steigt die Art nicht über die Waldgrenze empor). Am Rande der dortigen Legföhrengruppe, bei Intensitäten zwischen $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{12}$, waren die Blätter gelbgrün bis sattgrün. Blauglanz trat erst im Innern der Bestände, bei Intensitäten zwischen $\frac{1}{20}$ bis $\frac{1}{40}$ auf. Kästner bemerkt, daß der Blauglanz der Asarumblätter oft nur vorübergehend, zum Beispiel zur Zeit der Schließung des Laubdaches, auftrete. Auch ist durch Kulturversuche erwiesen, daß Blätter ihren Blauglanz, der stets nur bei sehr schwacher Beleuchtung auftritt, bei stärkerem Lichtgenusse und in trockener Luft wieder rasch verlieren. Gentner erblickt im Blauglanz ein Abwehrmittel gegen die kurzwelligen blauen und violetten Strahlen, welche dem Chlorophyll der nur mit einer zarten, durchlässigen Kulikula ausgerüsteten Schattenblätter gefährlich werden könnten und ein Mittel zur Ausnutzung der gelben und roten Wärmestrahlen. Was ersteren Punkt betrifft, so bleibt nichts übrig, als anzunehmen, daß trotz des bekannten Reichtums des Höhenlichtes an chemischen Strahlen in unseren Fällen das durch die Legföhrenkronen gegangene Licht eben noch zu wenig geschwächt, beziehungsweise gebrochen war, um Blauglanz hervorzurufen. Der zweite Punkt kommt wenigstens für Bewohner dichterer Legföhrenbestände weniger in Betracht, da diese durch ihre dunklen Nadeln und das dichte Geäst die Wärme in hohem Grade binden.

Potentilla aurea tritt im lichten Legföhrenschatten bei $\frac{1}{10}$ mit kaum oder garnicht silberglänzend behaarten Blättern auf, was von Schroeter auch für ihr Vorkommen im Schatten von *Alnus viridis* hervorgehoben wird. Auch *Buphthalmum salicifolium* verhält sich in einem Schattenlichte von $\frac{1}{5}$ analog. *Veratrum album* zeigte bei $\frac{1}{7}$ die deutliche Tendenz zu euphotometrischer Gestaltung der Blätter, an denen die Rinnenbildung gegenüber Exemplaren freierer Standorte ersichtlich zurücktrat.

Von den von mir im Legföhrenschatten beobachteten Arten gelten ganz allgemein als typische Schattenpflanzen: *Homogyne alpina, Lysimachia nemorum, Helleborus niger, Astrantia maior, Lamium luteum, Mulgedium alpinum, Viola biflora, Corthusa Mathioli, Paris quadrifolia, Saxifraga rotundifolia, Ranunculus platanifolius.* Für die Mehrzahl der genannten sowie anderer Arten, die gelegentlich auch im Schatten der Legföhre wachsen, hat Seefried euphotometrischen Charakter und typische

Lichtsinnesorgane nachgewiesen. (Solche vom Typus I für *Ranunculus platanifolius, Homogyne alpina* und *Cyclamen europaeum*, Typus II für *Thalictrum aquilegifolium, Cortlusa Mathioli*. Typus III für *Viola biflora, Gentiana asclepiadea, Saxifraga rotundifolia, Symphytum tuberosum, Vaccinium Myrtillus* (»lichtfürchtend«) (Lichtgenuß nach Wiesner $1 - \frac{1}{54}$, erträgt nach Neger viel Schatten und bildet bei fast vollkommener Beschirmung noch eine zusammenhängende Bodendecke, wogegen *Vaccinium Vitis Idaea* viel lichtbedürftiger ist, was auch meine Untersuchungen im Legföhrenwald sowie unter Grünerle bei Graz bestätigt haben). Lichtsinnesorgane vom Typus III hat auch *Linaria Cymbalaria*, die unter Legföhren im botanischen Garten zu Graz bei $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{8}$ wächst. Zusammengesetzte Lichtsinnesorgane besitzt nach Seefried *Paris quadrifolia*. *Wulfenia carinthiaca*, die nach Prohaska in Kärnten gelegentlich noch bei 2000 *m* unter Krummholz auftritt, meidet ebensosehr den geschlossenen Wald wie den offenen Kamm. *Cladonia rangiferina* und *Cetraria islandica* werden von Zukal zwar als Lichtflechten bezeichnet, deren Optimum zwischen $1 - \frac{1}{10}$ liegt, deren Minimum aber auch bis auf $\frac{1}{50}$ herabgehen kann. Erwähnt sei noch, daß ich im Alpinum des Grazer botanischen Gartens auch *Scolopendrium vulgare* und *Cystopteris fragilis* bis zu $\frac{1}{20}$ in den Legföhrenschatten eintreten sah. (Das Minimum beider liegt noch viel tiefer.)

Für die lichtbedürftigeren Arten ist häufig ein Sichzusammendrängen gerade an den Süd- oder Südosträndern der Legföhrenbestände sehr bezeichnend. Scharfetter führt *Cyclamen europaeum* in südseitigen Krummholzbeständen des Dobratsch an. Ich beobachtete nächst der Hofpürglhütte (1500 *m*) vorzugsweise in S oder SO Exposition folgende Arten an den Krummholzrändern: *Tofieldia calyculata, Veratrum album, Gymnadenia odoratissima, Aconitum Napellus, A. Vulparia, Thalictrum aquilegifolium, Fragaria vesca, Potentilla aurea, Rubus Idaeus, R. saxatilis, Rosa pendulina, Sorbus Aucuparia, S. chamaemespilus, Geum montanum, Ribes alpinum, Alchemilla alpina, Erica carnea, Galium austriacum, Silene inflata, Daphne Mezereum, Primula elatior, Lonicera alpigena, Stachys Jacquini, Phyteuma orbiculare, Euphorbia austriaca, Globularia cordifolia, Salix glabra, Buphthalmum salicifolium, Phegopteris Robertiana, Asplenium viride* — eine Verteilung, welche speziell mit Rücksicht auf das noch später zu besprechende Auftreten spezifisch thermophiler Elemente im Krummholze nicht ohne Interesse ist. (Schroeter nimmt auch für *Erica carnea, Globularia cordifolia, Polygala Chamaebuxus* und *Cyclamen europaeum* südliche Herkunft in Anspruch.)

Die erwähnten Bewohner der Krummholzränder genießen durchwegs kräftiges Vorderlicht, oft auch starkes Unterlicht, das überhaupt im Gebirge (speziell Kalk) durchaus keine untergeordnete Rolle spielt. So bestimmte ich nächst der Hofpürglhütte (1500 *m*) an einem südseitigen Standorte der Legföhre — bei rein diffuser Beleuchtung — das Verhältnis von Ober- zu Vorder- und Unterlicht mit $1 : \frac{1}{1 \cdot 5} : \frac{1}{6}$, welch letzterer Wert bei direkter Bestrahlung (durch Reflexion von den grellweißen Kalkschutthalden) sich noch bedeutend erhöhen würde. (Wiesner fand 1·5 *m* über dem Wasserspiegel der Thaya ein Verhältnis von Oberlicht zu Unterlicht wie $1 : \frac{1}{6}$).

Furlani weist auf die Ausbildung grauer, behaarter Blattunterseiten an Pflanzen solcher Standorte hin, die starkes Unterlicht erhalten, gegen welches vielfach ein Schutz nötig wird. Solche Blätter besitzen von Krummholzbewohnern, z. B. *Sorbus Aria, Amelanchier vulgaris*, in minderem Grade auch *Acer Pseudoplatanus*, von den Besiedlern der Schutthalden *Achillea Clavenae* und *Dryas octopetala*.

Mit dem früher erwähnten Nichteintreten gewisser Arten in den Legföhrenschatten oder doch ihrer Beschränkung auf die hellsten Stellen desselben steht auch der anatomische Bau ihrer Blätter in schönstem Einklange. Es besitzen nämlich *Pinguicula alpina* nach Kerner, *Silene inflata* nach Heinricher, *Achillea Clavenae, Aster alpinus, Buphthalmum salicifolium, Botrychium Lunaria* nach eigenen, früheren Untersuchungen typisch isolateralen Blattbau, der aber stets mit pan- oder aphotometrischem, niemals mit euphotometrischem Blattcharakter einhergeht und stets als der Ausdruck

reichlicher, allseitiger Lichtzufuhr, beziehungsweise hohen Lichtgenusses zu bewerten ist, im Gegensatze zum dorsiventralen Bau des an einseitige Bestrahlung angepaßten Schattenblattes.

Unter den als Unterholz des Krummholzes angeführten Arten beansprucht *Atragene alpina* — als einzige Liane der alpinen Region — besonderes Interesse. Lianen fehlen im allgemeinen der alpinen Region, wie auch dem polaren Gebiete. Denn auf Alpenhöhen herrscht, wie schon Kerner sagt, kein Schatten und ist daher Klettern zwecklos. Außerdem sind gewisse klimatische Elemente, wie das starke Höhenlicht und die niedrige Nachttemperatur der Erzeugung langer Achsen, wie sie für Kletterpflanzen notwendig sind, hinderlich.

Im Bergwalde häufig, tritt *Atragene* in die Krummholzregion nur gelegentlich ein. Ich beobachtete sie im Aufstiege zum Giglachsee in 1750 *m* Höhe im Vorholze eines Legföhrenbestandes. Und zwar rankte die Liane sich nicht direkt an den Stämmen, beziehungsweise Ästen der Legföhre empor, sondern hielt sich an die Peripherie des Schattenkreises derselben, wo sie zunächst vom Boden aus auf *Rhododendron ferrugineum,* von Zweigende zu Zweigende desselben spannend, überging, derart, daß ihre beblätterten Triebe in gleicher Höhe mit den obersten Rhododendronblättern (bei einem Lichtgenusse von $\frac{1}{6}$) sich befanden, und schickte sich erst von hier aus an, das oberste, lichte Geäst der Legföhre, wo die Intensität auf $\frac{1}{3}$ stieg, zu erklimmen. Das Blattwerk der Liane in der Höhe der Rhododendronbüsche war deutlich auf Vorderlicht eingestellt und schwach panphotometrisch entwickelt (concave Hohlform). Dieselbe Art des Aufklimmens an der Peripherie des Stützbaumes und der Einstellung des Laubes erst auf Vorderlicht, dann — in der Krone — auf Oberlicht, beobachtete ich bei der nächstverwandten *Clematis Vitalba* in der Umgebung von Graz, besonders unter tiefschattenden Stützbäumen (*Fagus, Picea*). Die biologisch so interessante Beziehung zwischen dem Lichtgenuß einer Liane und dem ihres Stützbaumes wurde bisher nur von Wiesner in einem einzigen Falle, *Acer dasycarpum* und *Vitis cordifolia* betreffend, näher untersucht. Das gegenseitige Verhältnis von Liane und Stützbaum wird, wie ich allgemein bemerken möchte, nicht nur durch die Lage der Minima des Lichtgenusses beider, sondern auch durch die Art der Belaubung beider sowie durch den Umstand, welche von beiden zuerst ihre Blätter ausbildet, sehr wesentlich beeinflußt. Den zweiten Punkt betreffend, ergeben sich zunächst folgende Möglichkeiten:

A. Liane sommergrün, Stützbaum sommergrün (*Clematis* auf *Fagus*),

B. Liane sommergrün, Stützbaum immergrün (*Clematis* auf *Picea*),

C. Liane immergrün, Stützbaum sommergrün (*Hedera* auf *Populus*),

D. Liane immergrün, Stützbaum immergrün (*Hedera* auf *Abies*).

Unser Fall (*Atragene* auf *Pinus montana,* beziehungsweise *Rhododendron*), ordnet sich also dem Typus B unter. Daß beide Stützsträucher immergrün sind, bedeutet für die sommergrüne Liane zweifellos einen gewissen Nachteil, der ihr durch die dauernde, oft ziemlich ausgiebige Beschattung erwächst.

Von diesem Gesichtspunkte aus ist es auch sofort verständlich, daß *Atragene*, den tieferen Schatten meidend, an der Peripherie emporzukommen, auf diesem Umwege die Krone und damit das stärkere Oberlicht zu gewinnen trachtet. Sie verhält sich in dieser Hinsicht wie *Vitis cordifolia*, deren Sprosse nach Wiesner ebenfalls mehr in der Nähe der Peripherie als im Innern der Krone des Ahorn sich entwickelten, was in diesem Falle durch die frühere Belaubung des letzteren bedingt war, die in ganz ähnlicher Weise den Lichtgenuß der aufkletternden Liane beeinträchtigt, wie in unserem Falle das immergrüne Laubdach der Legföhre.

Die Maxima des Lichtgenusses von *Pinus montana, Rhododendron ferrugineum* und *Atragene* erreichen (gleich denen von *Vitis cordifolia* und *Acer dasycarpum*) wohl durchwegs den Wert 1. Das

Minimum des Lichtgenusses von *Pinus montana* liegt bei $\frac{1}{8}$, jenes von *Rhododendron ferrugineum* etwa bei $\frac{1}{13}$; das von *Atragene* konnte zurzeit noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden, doch dürfte es mit Rücksicht auf ihr allgemeines Verhalten — als Waldrandpflanze — nicht allzutief gelegen sein. Die Frage, ob, wie bei *Vitis cordifolia* und *Acer dasycarpum* (deren Minima weit auseinanderliegen: *Acer* $\frac{1}{40}$, *Vitis* $\frac{1}{80}$), auch in unserem Falle die Liane dem Stützbaume im Kampfe ums Dasein überlegen wird, ihn durch Lichtentzug entlauben oder doch seine Laubmasse verringern kann, muß einstweilen offen bleiben, zumal auch *Atragene* die Krone der Legföhre noch nicht völlig erreicht, geschweige denn sich über ihr ausgebreitet hatte.

Der Schichtenbau des Legföhrenwaldes.

Über die Gliederung des Legföhrenwaldes in vertikaler Richtung hat schon Kerner grundlegende Untersuchungen angestellt. Weitere wertvolle Beiträge verdanken wir Gremblich und Vierhapper. Das Lichtgenußproblem wird allerdings darin nirgends gestreift, eine Stelle bei Vierhapper ausgenommen, wo er sagt, daß die Schichtung der Elemente des Bestandes hauptsächlich durch ihr Verhalten zum Lichte bedingt sei. Wie alle Wälder, so hat auch der Legföhrenwald seinen bestimmten Niederwuchs, der in verschiedene Schichten abgestuft ist. Freilich ist deren Zahl (zum Beispiel gegenüber dem hochstämmigen Föhrenwald, in dem Kerner 5, oder dem Misch-Bergwald, in dem er 4 Schichten unterscheidet), verringert (auf 3 oder noch weniger herabgedrückt) und ihr Bau selbst wiederum vereinfacht. Die artliche Zusammensetzung dieses Niederwuchses ist nach dem Alter des Legföhrenbestandes, der chemischen Beschaffenheit des Substrates, dem Feuchtigkeitsgehalte des Bodens, der Seehöhe wieder eine sehr wechselnde, so daß man verschiedene »Fazies« des Legföhrenwaldes danach unterscheiden kann.

Der Schichtenbau eines alten Legföhrenbestandes (auf Kalk) wird von Kerner wie folgt beschrieben: 1. Unterschicht: Flechten, Moose *(Plagiochila asplenioides, Hypnum triquetrum, H. splendens, H. Crista castrensis, Sphagnum acutifolium, S. squarrosum, Cetraria islandica, Cladonia rangiferina, Cl. furcata).* Stauden: *(Asplenium viride, Moehringia muscosa, Soldanella alpina, Pirola uniflora, Oxalis Acetosella, Viola biflora, Homogyne alpina).* 2. Mittelschicht: Niederes, immergrünes Gesträuch von *Rhododendron hirsutum, Vaccinium Myrtillus, V. Vitis Idaea, V. uliginosum, Juniperus nana, Erica carnea, Calluna vulgaris, Empetrum nigrum.* 3. Oberschicht: Hohes Gesträuch von *Pinus montana,* überragt von *P. Cembra, Picea excelsa* (in tieferen Lagen), *Sorbus Aucuparia, S. chamaemespilus.*

Jüngere Bestände zeigen dagegen folgenden Aufbau: 1. Unterschicht: Sommergrüne Stauden *(Primula elatior, Saxifraga rotundifolia, Veronica urticaefolia, Geranium silvaticum, Rubus saxatilis, Centaurea montana, Valeriana montana, Lamium luteum, Aposeris foetida, Arabis alpina, Geum rivale)* 2. Mittelschicht: Sommergrüne Arten *(Daphne Mezereum, Rosa alpina, Lonicera nigra, Sorbus Aucuparia, S. chamaemespilus, Rubus Idaeus, Salix arbuscula, S. glabra, S. hastata, S. grandifolia, Adenostyles alpina, Imperatoria Ostruthium, Veratrum album, Gentiana pannonica, Convallaria verticillata, Sonchus alpinus).* 3. Oberschicht: *Pinus montana* überragt von *Betula verrucosa* und Sträuchern aus der Mittelschicht). — Wie ersichtlich, nehmen mit dem Älterwerden des Bestandes die sommergrünen Gewächse (erst die Stauden, dann die Sträucher) an Zahl ab, die immergrünen Sträucher und Moose zu, so daß schließlich eine rein immergrüne Formation zustande kommt. Vierhapper bezeichnet beide von Kerner beschriebenen Typen als Entwicklungsstufen ein und derselben, dem gleichen Endzustande zustrebenden Formation, die häufig durch Zwischenstufen verbunden sind. Hohe Artenzahl unter sonst gleichen Umständen, vor allem bei gleichem Substrate, deutet darauf hin, daß das End-

stadium noch nicht erreicht ist. Das Schlußglied wäre nach Kerner stets eine reine, immergrüne Ericineenformation, was aber Vierhapper bezweifelt. Nach ihm treten zwar nach Rodung der Legföhre auf Urgestein bei trockenem Substrate *Rhododendron ferrugineum* und *Iuniperus nana* als ihr ehemaliges Unterholz, auf feuchtem Substrat *Alnus viridis*, auf Kalk *Rhododendron hirsutum* und *Erica carnea* an ihre Stelle. Doch bilden letztere in höheren Lagen auch selbständige Abschlußformationen, in denen die Legföhre nie vorhanden war.

Der Legföhrenwald erinnert in seiner Schichtung nach Kerner stark an die zwergigen Iuniperuswälder, die sich im Niederland der Donau als Mittelglied des Hochwaldes und der baumlosen Steppe einschieben. Dort treten aber sommergrüne Papilionaceen an die Stelle der immergrünen Ericineen. Auch Beziehungen zur Formation der Macchia sind in mehrfacher Hinsicht gegeben. Wie — nach Migula — die Legföhre durch die Armut und Unwirtlichkeit des Bodens niedergehalten wird (während sie in milderen Klimaten und auf tiefgründigem Boden sich auch baumförmig zu entwickeln vermag, also einen Typus darstellt, der je nach den äußeren Verhältnissen bald als Busch, bald als Baum auftritt), eine Ansicht, die neuerdings, nur noch schärfer präzisiert, auch Scharfetter vertritt, wenn er die Legföhre als »Lückenbüßer« (vor ihm übrigens schon P. E. Müller), als die »Windfazies« oder die »Hungerfazies« des Hochwaldes bezeichnet, so können auch in der Macchia sich einzelne Arten an bevorzugten Stellen baumförmig entwickeln, während sie an den ungünstigen immer niedriger werden. Auch ist vielfach die Macchia selbst — nach Schimper — als das erhaltene Unterholz ursprünglicher Wälder (von *Quercus suber, Q. Ilex, Pinus maritima* und *P. halepensis*) gleich der Legföhre aufzufassen. Beide breiten, wie Furlani betont, einen Lichtschirm als Regulator der Strahlung über den Boden. Die Macchiapflanzen öffnen ihn an der Nordgrenze ihrer Verbreitung, die alpinen Immergrünen in großer Seehöhe. Auch die Macchia ist im wesentlichen eine Xerophytenformation wie die der Legföhre. Auch in ihren Beständen, die den nackten Kalkfels überziehen, brütet glühende Hitze.

Die Schichtung eines Legföhrenbestandes auf Urgestein beschreibt Vierhapper folgendermaßen: 1. Unterschicht: Moose, *Cetraria islandica, Cladonia rangiferina*. 2. Mittelschicht: *Calluna vulgaris, Vaccinium Myrtillus, V. Vitis Idaea, V. uliginosum, Rhododendron ferrugineum, Empetrum nigrum, Iuniperus nana, Deschampsia flexuosa, Nardus stricta, Calamagrostis villosa, Potentilla erecta, Oxalis Acetosella, Veronica officinalis, Homogyne alpina, Arnica montana, Lycopodium annotinum,* Farne. 3. Oberschicht: *Pinus montana, Rosa pendulina, Lonicera coerulea, Alnus viridis,* bisweilen überragt von *Sorbus Aucuparia, Betula verrucosa, Picea, Larix, Pinus Cembra*. Vierhapper bezeichnet einen derartigen Legföhrenwald schon als Endformation, als Ausdruck des Gleichgewichtszustandes am Standorte im Kampfe um Boden und Licht der hier existenzberechtigten Pflanzenarten. Eine vollkommene Verdrängung der Legföhre durch Ericaceen wäre bei ihm nur bei Selbsterschöpfung des Bodens möglich; ob eine solche stattfindet, wissen wir nicht. Bei meinen eigenen Bestandesaufnahmen wurde natürlich auf die Ermittlung der Beleuchtungsverhältnisse in den einzelnen Stockwerken, die bisher gänzlich unbekannt waren, besonderes Gewicht gelegt. Ich lasse einige Beispiele folgen:

I. Legföhrenbestand am Hochlantsch, S-Lage, 1680 *m*. Bestandeshöhe 1·2 *m*, Substrat Kalk.
(Untere Grenze der geschlossenen Bestände bei 1550 *m*.)

Oberschicht: Kronen von *Pinus montana*, zwergiger *Picea excelsa, Sorbus chamaemespilus*. Oberlicht $= \frac{1}{2 \cdot 5}$. Mittelschicht: *Lonicera alpigena, Ribes alpinum, Rubus Idaeus, Daphne Mezereum, Aconitum Napellus, Gentiana asclepiadea* ($L = \frac{1}{5}$); *Saxifraga rotundifolia, Geranium silvaticum, Vaccinium Vitis Idaea, Alchemilla alpina* ($L = \frac{1}{9}$). Unterschicht: *Oxalis Acetosella, Hylocomium triquetrum, Pseudoleskea catenulata* (beide steril) $L = \frac{1}{50}$. Der Bestand ist — im Sinne Kerners — als ein Übergangsglied zwischen einem jüngeren und älteren Legföhrenbestande aufzufassen, in dem zu unterst immergrüne Moose, dann eine niedere immergrüne Schicht (Vaccinium), eine höhere

sommergrüne Schicht auftreten, auf welche die Kronen der Legföhre folgen. Zu einem so charakteristischen, stockwerkartigen Aufbaue, wie in unseren Wäldern, speziell etwa denen der Buche, wo deutlich abgegrenzte Etagen, förmliche parallele Blatthorizonte unterschieden werden können, kommt es überhaupt in Legföhrenbeständen nie. Dazu fehlt infolge der Dichte dieser Bestände es vor allem an dem nötigen Spielraum in die Breite. Auch ist die gegenseitige Abgrenzung der aufeinanderfolgenden Stockwerke, beziehungsweise Laubhorizonte zumeist eine unscharfe. Wie die Kronen der Holzgewächse der Oberschicht häufig über jene der Legföhre hinausragen oder doch mit ihnen in gleicher Höhe liegen, so ragen auch die Pflanzen der Mittelschicht oft beträchtlich in die Oberschicht, jene der Unterschicht in die Mittelschicht hinein. Die Blätter des Unterwuchses befinden sich aber stets in fixer Lichtlage und zeigen typisch euphotometrischen Charakter. Blattmosaikbildung — sonst in Wäldern so häufig — ist in Legföhrenbeständen nur selten zu beobachten. Der Grund hiefür darf wohl in erster Linie wiederum in dem Mangel an verfügbarem Raum in die Breite, weniger darin, daß etwa die Lichtabschwächung nicht weit genug geht, erblickt werden, denn im Hinblick auf das Ansteigen des Lichtgenußminimums mit der Seehöhe könnte sehr wohl auch die auf möglichste Ausnutzung des Lichtes abzielende Bildung des Blattmosaiks in der Hochlage schon früher, das heißt bei geringeren Graden der Lichtabschwächung, erwartet werden. In obigem Bestande waren schwache Ansätze zu einer Mosaikbildung der Blätter bei *Ribes alpinum* erkennbar. Im botanischen Garten zu Graz habe ich deutliche Blattmosaikbildung an *Acer Pseudoplatanus* (Gesamthöhe 20 *cm*) im Legföhrenschatten bei $L = \frac{1}{4}$ feststellen können.

II. Legföhrenbestand am Natterriegel, 1910 *m*, S-Lage. Bestandeshöhe 0·5 *m*. Kalk.

(Obere Grenze der Bestände 1910 *m*, untere 1500 *m*.)

Oberschicht: *Pinus montana, Rosa pendulina, Rubus Idaeus* ($L = \frac{1}{1 \cdot 6}$). Mittelschicht: *Rubus saxatilis, Silene inflata, Geranium silvaticum, Rhododendron hirsutum, Vaccinium Myrtillus, V. Vitis Idaea* ($\frac{1}{1 \cdot 8} - \frac{1}{2 \cdot 5}$. Unterschicht: *Potentilla aurea, Tortella tortuosa* steril ($\frac{1}{3} - \frac{1}{4 \cdot 5}$). Mit Rücksicht auf das Vorwiegen der Ericineen ist dieser Bestand wohl als ein älterer im Sinne Kerners aufzufassen.

III. Legföhrenbestand am Giglachsee, 1970 *m*, W-Lage. Bestandeshöhe 0·6—1 *m*. Urgestein.

Oberschicht: *Pinus montana* $L = \frac{1}{1 \cdot 14}$. Mittelschicht: *Rhododendron ferrugineum*, Vaccinium Myrtillus* ($\frac{1}{4}$). Unterschicht: *Polytrichum strictum* (fertil), *Hypnum Schreberi* (steril), *Cladonia rangiferina, Cetraria islandica* ($\frac{1}{18}$). Älterer Bestand im Sinne Kerners.

IV. Legföhrenbestand am Natterriegel, 1900 *m*, S-Lage. Bestandeshöhe 1 *m*, dicht geschlossen, Kalk.

Oberschicht: *Pinus montana* ($L = \frac{1}{1 \cdot 6}$). Mittelschicht: *Ribes alpinum* ($\frac{1}{2}$). Unterschicht: *Primula elatior, Saxifraga rotundifolia, Geranium silvaticum, Oxalis Acetosella* ($\frac{1}{4}$) *Cetraria islandica* ($\frac{1}{12}$). Wäre nach Kerner wegen des gänzlichen Fehlens der Ericineen als jüngerer Bestand aufzufassen,

doch erscheint mir der Verallgemeinerung der von Kerner vertretenen Deutung der immergrünen Ericineen, speciell der Rhododendren, als exakter Alterszeiger des Bestandes gegenüber immerhin einige Vorsicht geboten. Kerner selbst gibt zu, daß die Rhododendren sowohl im jüngeren Legföhrenwalde als auch an tief beschatteten Stellen älterer Bestände fehlen. Ebensogut könnte man daher das Fehlen oder Vorkommen der Alpenrose in Legföhrenbeständen mit bestimmten optimalen Beleuchtungsverhältnissen in Zusammenhang bringen, die aber wiederum, wie wir früher gehört haben, nicht strenge proportional der Bestandshöhe, beziehungsweise dem Alter derselben sind. Eine reine, immergrüne Ericineen-Bodenvegetation, ausschließlich von *Erica carnea* (in vegetativem Zustande) als Unterschicht gebildet, habe ich im Innern eines dichtgeschlossenen Legföhrenbestandes nächst der Hofpürglhütte bei $\frac{1}{20}$ angetroffen. In solchen Fällen, wo durch dichten Bestandesschluß das Oberlicht stark geschwächt und die Zahl der Schichten des Unterwuchses bis auf eine herabgemindert ist, pflegt dafür die auf starkes Vorderlicht eingestellte Randvegetation um so üppiger entwickelt und artenreicher zu sein.

V. Legföhrenbestand im Aufstiege zum Giglachsee, 1700 *m*, NW-Lage, Bestandeshöhe 2 *m*, Urgestein.
(Obere Grenze der Bestände bei 1970 *m*.)

Oberchicht: *Pinus montana, Alnus viridis** ($L = \frac{1}{4 \cdot 5}$). Mittelschicht: *Rhododendron ferrugineum**, *Vaccinium Myrtillus, Deschampsia caespitosa** ($\frac{1}{13}$). Unterschicht: *Saxifraga rotundifolia, Oxalis Acetosella, Phegopteris polypodioides**, *Ph. Dryopteris** ($\frac{1}{17}$); *Polytrichum formosum* und *Hypnum Schreberi*, beide steril ($\frac{1}{20}$). Hier liegt ein bezeichnender Anschluß der Legföhre an die hygrophile Formation der Grünerle vor, wie er von Vierhapper, — von ihm als ebenso selten wie auffällig bezeichnet — auch im Lungau beobachtet wurde. Wo Legföhre und Grünerle gleichwertige Elemente von Beständen sind, treten nach ihm in ihrer Begleitvegetation gleichwohl die Genossen letzterer in den Vordergrund, was auch hier zutrifft. Es sind die mit * bezeichneten Arten, für deren Auftreten (wie zum Teil im Bestande III) vor allem die abweichenden edaphischen Verhältnisse (Urgesteinsboden) maßgebend sind.

Die vorgeführten Legföhrenbestände (I—V) lassen den mächtigen Einfluß, den die Abschwächung des Lichtes von oben nach unten in ihnen auf die Zahl, den Aufbau und die artliche Zusammensetzung der Schichten des Unterwuchses nimmt, zur Genüge erkennen. Die Zunahme der Kryptogamen von oben nach unten, das Dominieren typischer Schattenpflanzen wie *Oxalis, Saxifraga rotundifolia,* Moose und Flechten in der untersten Schicht, die Reduktion der Stockwerke des Unterwuchses in sehr dichten Beständen auf eine einzige, oft sogar nur von einer einzigen Art gebildete Schichte sind der deutlichste Ausdruck dafür.

Die Beantwortung der Frage, ob und inwieferne die Verschiedenheit des Unterwuchses zweier verglichener Legföhrenbestände ausschließlich auf die Verschiedenheit der Beleuchtung in ihnen zurückzuführen ist, läßt sich natürlich nur bei Gleichheit aller übrigen ökologischen Faktoren, von denen besonders der Chemismus und Feuchtigkeitsgrad des Substrates im Sinne einer sehr prägnanten artlichen Auslese wirksam sind, beantworten. Die gegenseitige Vertretung von Arten nach dem Substrate (Kalk oder Urgestein), wie von *Rhododendron hirsutum* und *Rhododendron ferrugineum, Erica carnea* und *Calluna vulgaris* gilt auch vollauf für ihr Auftreten im Legföhrenunterholze.

Ältere Legföhrenbestände auf Urgestein stimmen nach Vierhapper mit ebensolchen auf Kalk oft ziemlich weitgehend, selbst bis zu einem gewissen Grad der artlichen Zusammensetzung überein, wogegen jüngere Entwicklungsstadien stärkere Unterschiede aufweisen. Nach demselben Autor sind

ferner die Legföhrenbestände der Ostalpen auf Kalk im allgemeinen durch relativen Artenreichtum, jene auf Urgestein durch Artenarmut ausgezeichnet. (Ausgesprochen feuchte Urgesteinsstandorte bringen allerdings wieder einen etwas reicheren Artenbestand des Legföhrenunterwuchses mit sich). Es sei noch auf ein Gesetz verwiesen, das allgemein anerkannt, auch für den Legföhrenwald volle Gültigkeit hat; das Gesetz, daß der Aufbau einer Formation im allgemeinen um so einfacher und reiner wird, je geringer die Luftwärme wird, wie sich am klarsten an der oberen Grenze ihrer Verbreitung zeigt. Schon die Fichte sucht, wie Kissling hervorhebt, in höheren Lagen engsten Anschluß an ihresgleichen. Der Legföhrenwald ist zwar im Vergleiche zum Bergwalde schon an und für sich ein relativ artenreiner (wenn man die von nur wenigen anderen Holzgewächsen durchsetzte Oberschicht in Betracht zieht) Bestand. Im vollsten Sinne des Wortes aber wird er dies an seiner oberen Grenze, wo diese sonst in die Oberschicht sich teilenden Holzgewächse völlig zurücktreten, wodurch dann eine charakteristische, gerade obere Grenzlinie der Legföhrenbestände zustande kommt. (Magnus gibt für die Formation der Legföhre in Steiermark zwischen 1400—1900 *m* Mischbestände (*Pinus montana, Picea, Larix*), zwischen 1900—2000 *m* reine Bestände an).

Dieser Vereinfachung der Oberschichte geht mit zunehmender Seehöhe auch eine solche der übrigen Schichten parallel, die sich sehr anschaulich in der Verringerung der Artenzahl äußert. So wiesen fünf Bestände aus verschiedenen Höhen nachfolgenden Artenbestand auf:

1680 *m*	(Kalk)	Blütenpflanzen	14,	Moose	2,		zusammen	16,
1700 *m*	(Urgestein)	»	7,	Farne	2,	Moose 2,	»	11,
1900 *m*	(Kalk)	»	6,	Flechten	1,		»	7,
1910 *m*	(Kalk)	»	10,	Moose	1,		»	11,
1970 *m*	(Urgestein)	»	3,	Moose	2,	Flechten 2,	»	7.

Ansteigen von Pflanzen in den Krummholzbeständen und Vorschiebung ihrer oberen Verbreitungsgrenzen.

Sowie Felsen — nach Beck — ein Mittel sind, dessen sich Pflanzen bei ihren Verschiebungen berg- oder talwärts bedienen, wozu insbesondere, wie Pehr betont, der Kalk sich eignet, wie viele Schattenpflanzen auch außer- beziehungsweise oberhalb des Waldes noch in Felsnischen, Höhlen, am Grunde von Dolinen in der Alpenregion angetroffen werden, so spielt auch der Legföhrenwald die Rolle eines ausgesprochenen Asyles für viele, speziell sommergrüne Schattenpflanzen tieferer Lagen, die in ihm und durch ihn eine oft recht beträchtliche Elevation erfahren. In ihm finden sie, gleichwie an den früher genannten Örtlichkeiten, Schutz vor zu starker Bestrahlung und austrocknenden Winden, erfreuen sich, von dem schroffen Wechsel der Temperatur und ihren Extremen in der Hochlage weniger beeinflußt, eines milderen lokalen Klimas, das es ihnen ermöglicht, ihre sonstige obere Verbreitungsgrenze vorzuschieben. So beobachtete ich *Lysimachia nemorum* im Krummholze bis 1500 *m* (Hofpürglhütte). Nach Beck steigt sie nur bis 1000 *m* an; *Lamium luteum* bis 1600 *m* (Natterriegel). Obere Grenze nach Beck 1500 *m*; *Corthusa Mathioli* bis 1690 *m* (Hochlantsch). Beck: 1400 *m*; *Paris quadrifolia* bis 1700 *m* (Hofpürglhütte). Beck: 1300 *m*; nach Pehr im Gebiete der Kor- und Saualpe bis 1900 *m*; *Rosa pendulina* bis 1910 *m* (Natterriegel); nach Magnus in Steiermark bis 1800 *m*; nach Pehr bis 1900 *m* (auf Kalk). *Rubus Idaeus* bis 1910 *m* (Natterriegel); nach Beck bis 1660 *m*; *Saxifraga rotundifolia* bis 1910 *m* (Natterriegel); Pehr: 1800 *m*; *Oxalis Acetosella* bis 1910 *m* (Natterriegel), Beck: 1700 *m*, Magnus: 1600 *m*, Vierhapper 1600 *m* (Lungau); *Vaccinium Vitis Idaea* bis 1910 *m* (Natterriegel), Beck: 1900 *m*; *Primula elatior* bis 1910 *m* (Natterriegel), Beck, Pehr: 1900 *m*; *Rubus saxatilis* bis 1910 *m* (Natterriegel), Pehr, Magnus: 1800 *m*; *Polytrichum strictum* bis 1970 *m* (Giglachsee). Nach Breidler ist der höchste bisher bekannte Standort in Steiermark Payerhöhe bei Stadl mit 1950 *m*. — Die oft recht bedeutenden Elevationen der angeführten Arten im Zuge der steirischen Kalk-

alpen sind besonders im Hinblick auf ihre von Beck für den nahen Schneeberg ermittelten oberen Grenzen bemerkenswert.

Schroeter beobachtete im Legföhrenwalde *Convallaria maialis* noch bei 1850 *m* (Ofengebiet). Auf dieses Ansteigen zahlreicher Pflanzen im Schutze bestimmter Pflanzenvereine oder selbst vereinzelter Pflanzengruppen ist bisher bei der Bestimmung ihrer oberen Höhengrenzen viel zu wenig Bedacht genommen worden, wie ich an einigen Beispielen kürzlich in der österreichischen botanischen Zeitschrift („Floristisches aus Steiermark, 1918, Nr. 10/12) gezeigt habe. Die von Wiesner zuerst festgestellte Zunahme des Lichtgenuß-Minimums mit der Seehöhe läßt sich auch an zahlreichen Begleitern der Legföhrenbestände sehr deutlich verfolgen. So ergaben meine Beobachtungen unter anderem ein Ansteigen des Minimums mit zunehmender Erhebung bei folgenden Arten: *Rosa pendulina* 1690 *m* $\left(\frac{1}{8}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{1\cdot6}\right)$, *Silene inflata* 1700 *m* $\left(\frac{1}{3}\right)$, 1910 m $\left(\frac{1}{1\cdot8}\right)$, *Rubus Idaeus* 1680 *m* $\left(\frac{1}{20}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{1\cdot6}\right)$, *Rhododendron hirsutum* 1690 *m* $\left(\frac{1}{8}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{1\cdot8}\right)$, *Rhododendron ferrugineum* 1700 *m* $\left(\frac{1}{13}\right)$, 1950 *m* $\left(\frac{1}{8}\right)$, *Paris quadrifolia* 1550 *m* $\left(\frac{1}{40}\right)$, 1700 *m* $\left(\frac{1}{3}\right)$ *Aconitum Napellus* 1500 *m* $\left(\frac{1}{8}\right)$, 1700 *m* $\left(\frac{1}{3}\right)$, 2200 *m* (frei, = 1).

Geranium silvaticum 1700 *m* $\left(\frac{1}{13}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{1\cdot8}\right)$, *Oxalis Acetosella* 1680 *m* $\left(\frac{1}{20}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{6}\right)$, *Potentilla aurea* 1500 *m* $\left(\frac{1}{10}\right)$, 1600 *m* $\left(\frac{1}{6}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{3}\right)$, *Saxifraga rotundifolia* 1680 *m* $\left(\frac{1}{9}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{6}\right)$, *Vaccinium Vitis Idaea* 1680 *m* $\left(\frac{1}{20}\right)$, 1910 *m* $\left(\frac{1}{2\cdot5}\right)$, *Vaccinium Myrtillus* 1500 *m* $\left(\frac{1}{16}\right)$, 1950 *m* $\left(\frac{1}{8}\right)$, *Aspidium Lonchitis* 1690 *m* $\left(\frac{1}{8}\right)$, 1750 *m* $\left(\frac{1}{3}\right)$, *Asplenium viride* 1550 *m* $\left(\frac{1}{6}\right)$, 1750 *m* $\left(\frac{1}{3}\right)$, *Athyrium filix femina* 1700 *m* $\left(\frac{1}{12}\right)$, 1700 *m* $\left(\frac{1}{5}\right)$.

Für echte, das heißt nicht an das volle Licht anpassungsfähige Schattenpflanzen *Oxalis*, *Paris*, *Saxifraga rotundifolia* und andere) ist vielleicht der Legföhrenwald mit seinen mannigfachen Abstufungen des Schattenlichtes die einzige Möglichkeit, sich in der Hochlage noch zu behaupten, wobei sie immer freiere Exposition aufsuchen; sie erreichen in ihm oder mit ihm ihre obere Verbreitungsgrenze. (So fällt am Natterriegel die obere Legföhrengrenze (1910 *m*) genau mit der oberen Grenze von *Saxifraga rotundifolia* zusammen.)

Für anpassungsfähige Arten, deren Lichtgenußminimum, gleichfalls mit der Seehöhe ansteigend, den Grenzwert 1 erreichen kann, bedeutet der Legföhrenwald nur eine Durchzugsstation auf ihrem Wege zur freien Alpenmatte, in die sie ungestraft eintreten (zum Beispiel: *Aconitum Napellus*).

Wenn wir bisher von einer »Begleitvegetation« der Legföhrenbestände gesprochen haben, so muß gleichwohl daran erinnert werden, daß diese Bezeichnung nicht etwa in dem Sinne gilt oder aufzufassen ist, wie man etwa von spezifischen Begleitpflanzen gewisser Waldbäume (Rotbuche, Eiche, Tanne usw.) spricht. Solche hat die Legföhre nicht. Der Gesamtcharakter des im Legföhrenwalde vereinigten Unterwuchses ist der eines Gemisches von Arten, die im wesentlichen drei Regionen entstammen: der Berg-, der Voralpen- und der Alpenregion. Gewiß gibt es auch nicht wenige Arten, die im Legföhrenwald ihre Hauptverbreitung besitzen und in ihm überall mit außerordentlicher Konstanz wiederkehren, wie zum Beispiel in den Dolinen des Karstes (Beck), ohne aber ihm ausschließlich eigen zu sein.

Dies geht schon aus der tabellarischen Gegenüberstellung der Charakterpflanzen der einzelnen Regionen und ihrer Verschiebung nach oben oder unten bei Beck mit vollster Deutlichkeit hervor. Er vermag zwar dort für die Berg-, Voralpen- und Alpenregion jeweils spezifische, nur diesen eigene und deren Grenzen nicht überschreitende Arten namhaft zu machen, nicht aber auch für die Krummholzregion im engeren Sinne.

Er stellt nur zirka 30 Arten als typische Pflanzen dieser Zone fest, die aber alle ihr Gebiet sowohl nach oben als nach unten bedeutend zu überschreiten vermögen. Am meisten »bodenständig« im Legföhrenwalde erscheinen davon noch am ehesten: *Salix grandifolia, S. nigricans, Lonicera alpigena, L. nigra, Ribes alpinum, Pelasites niveus,* die nur in die Voralpenregion noch von hier aus sich verbreiten.

Von den zirka 70 von Beck für den Legföhrenwald überhaupt angeführten Begleitpflanzen nimmt Scharfetter reichlich 30, also fast 50%, als rein subalpin in Anspruch. Beck selbst betont, daß in der unteren Region des Legföhrenwaldes sich einzeln oder gruppenweise fast alle Bäume des Voralpenwaldes, im lichten Bestande der Legföhre die meisten Voralpenkräuter sich einfinden und auch die Kryptogamenvegetation daselbst lebhaft an die des Fichtenwaldes erinnern. Dasselbe betont Glowacki, wenn er sagt, daß die Moose im Schatten der Legföhre (wie auch der Grünerle) meist nur eine Wiederholung der Arten darstellen, die bereits im oberen Bergwalde auftreten.

Faßt man wiederum im engeren Sinne die im Schatten der Legföhrenbestände wachsenden Pflanzen, nicht jene der Krummholzregion schlechtweg, ins Auge, so verschiebt sich naturgemäß das zahlenmäßige Verhältnis der den drei Regionen entstammenden Begleitpflanzen noch mehr zugunsten der Arten tieferer Lagen. So ergeben sich aus einer von Vierhapper aufgestellten Liste von Begleitpflanzen der Legföhrenbestände zwischen 1450—2000 *m* (Lungau, auf Kalk) 90% subalpine und nur 10% alpine Arten. Meine eigenen Untersuchungen ergaben auf Kalk zwischen 1500—1550 *m*, 93% subalpine, 7% alpine Arten von Blütenpflanzen; zwischen 1700—1750 *m* 85% subalpine, 15% alpine; zwischen 1900—1970 *m* 80% subalpine, 20% alpine, was für den ganzen Legföhrengürtel ein Mittel von 86% subalpinen, 14% alpinen ergibt, dem Vierhapper'schen Werte sich also nähert. Die Gesamtartenzahl blieb zwischen 1500 und 1750 *m* annähernd — mit 26 — konstant, sank zwischen 1900 bis 1970 *m* aber auf 15. Eine von Vierhapper aufgestellte Liste der Begleitpflanzen auf Urgestein (Lungau) ergibt 91% subalpine und 9% alpine Arten. Der gesteigerte Prozentsatz ersterer gegenüber dem Kalk ist wohl aus dem höheren Hinaufreichen des Waldes im Urgebirge erklärlich. Wenn Scharfetter in diesem starken Einschlag der Einwanderung von unten unter anderem eine Stütze für die von ihm mit aller Schärfe vertretene Zugehörigkeit des Legföhrenbestandes zur Waldregion erblickt und als weiteren Beweis hinzufügt, daß »wenn eine Gattung alpine Arten besitzt, nicht diese, sondern die subalpine Art im Legföhrenbestande auftritt, zum Beispiel bei *Valeriana, Gentiana, Geum, Alchemilla*«, so ist — im Prinzipe — dagegen nichts einzuwenden. Nur darf diese für einzelne Fälle zweifellos zutreffende Tatsache nicht zu sehr, im Sinne einer Regel verallgemeinert werden und sind gerade die angeführten Beispiele, mit Ausnahme des ersten, nicht sehr glücklich gewählt. Die alpine *Valeriana elongata* und *V. celtica* wird tatsächlich im Krummholze durch die subalpine *V. saxatilis* und *montana* vertreten. Weitere Beispiele wären: *Homogyne discolor* wird im Legföhrenbestand durch *H. alpina* vertreten; analog *Viola alpina* durch *V. biflora, Veronica alpina* und *aphylla* durch *V. officinalis, Salix retusa, reticulata, herbacea*, durch *S. glabra, grandifolia, nigricans.*

Gerade der Mischcharakter der Legföhrenbestände, beziehungsweise ihres Unterwuchses, das völlige Zurücktreten der Ruderalpflanzen in ihnen (Vierhapper zum Beispiel führt nur *Urtica divica* an) verleiht dieser Formation einen hohen Grad von Urwüchsigkeit und Ursprünglichkeit gegenüber anderen, speziell anderen Wäldern. Mit Recht sagt darum schon Kerner, nicht nur mit Rücksicht auf die schwere Gangbarkeit: »Wenn irgendwo in den Alpen noch ein Wald als Urwald anzusehen ist, so ist es der Legföhrenwald.«

In der von unten eingewanderten Begleitvegetation der Legföhre auf Kalk spielen Buchenbegleiter häufig eine erhebliche Rolle, während sie auf Urgestein zurücktreten. Sehr bemerkenswert ist noch die Rolle, welche der Legföhrenwald auf Kalk gelegentlich als Asyl für thermophile

(pontische, südöstliche oder südliche Arten) spielen kann. Von solchen seien genannt: *Aronia rotundifolia* (bis 1660 *m*), *Biscutella laevigata* (1700 *m*, Lungau, 1850 *m* Schweiz), *Buphthalmum salicifolium* (nach Beck bis oberste Krummholzregion), *Chamaebuxus alpestris* (bis 2000 *m* im Karwendel), *Cyclamen europaeum* (1960 *m*, Dobratsch), *Dentaria enneaphyllos* 2000 *m*, Lungau), *Globularia cordifolia* (2210 *m*, Bayern) *Erica carnea* 1960 *m*, Dobratsch), *Scabiosa ochroleuca, Anthericum ramosum, Dianthus plumarius, Cotoneaster vulgaris* (1850 *m*). Sämtliche Arten sind typische Kalkpflanzen; für ihr Auftreten demnach vor allem edaphische Gründe (den Legföhrenbeständen auf Urgestein fehlen sie) aber auch Exposition (vorwiegend in Südlage!) und die klimatischen Verhältnisse im Legföhrenwald, auf welche schon hingewiesen wurde, maßgebend. (Bindung der Wärme, die sonst der Boden ausstrahlen würde, durch das dunkle Nadelwerk und dichte Geäst, zwischen dem oft eine atembeklemmende Hitze brütet; auch die sonst meist in leichter Bewegung befindliche Luft, die dem Boden viel Feuchtigkeit und Wärme entziehen würde, wird in den Legföhrenbeständen zurückgehalten und schützt als schlechter Wärmeleiter vor weitgehender Abkühlung. Auch der Eintritt der Blüte vollzieht sich im Legföhrenwald viel früher, als 50—60 *m* höher an Pflanzen im nackten Gestein, und in seinem Schutze überdauert der Unterwuchs auch vorübergehende Schneefälle im Hochsommer. (Gremblich).

Zu den Thermophilen sind auch *Pulmonaria stiriaca* und *Anemone trifolia* zu rechnen, die von Hayek für die Krummholzbestände der Sanntaler Alpen angeführt werden, wenn gleich für erstere wenigstens Kalksubstrat nicht unbedingt erforderlich ist, sowie *Evonymus latifolius*, der nach Beck als Begleiter der Legföhre an ihren Dolinenstandorten im Karste (Smrekova draga u. a.) auftritt.

Photometrischer Charakter und anatomischer Bau der Legföhrennadel.

Die Beobachtungen, welche Wiesner an verschiedenen europäischen sowie amerikanischen Arten der Gattung Pinus gemacht hat *(Pinus silvestris, P. austriaca = Laricio, P. nigra, P. flexilis, P. Murrayana)*, lassen es in hohem Grade wahrscheinlich erscheinen, daß der aphotometrische Charakter des Laubes geradezu ein konstantes Gattungsmerkmal aller Pinusarten darstellt. Er gilt auch, wie ich mich überzeugte, uneingeschränkt für die Nadeln von *Pinus montana*. Auch die Nadeln dieser Art wenden eben so oft ihre Ober- als ihre Unterseite dem Lichte zu, zeigen also keine bestimmte Beziehung zum Lichteinfall, wenn sie auch eine »fixe Blattlage« einnehmen. (Als Oberseite bezeichnet Kienitz-Gerloff die flache Seite, die der »Innenseite« Vierhappers entspricht; Unterseite wäre demnach die gewölbte Seite (Außenseite). Wie in ähnlichen Fällen, deutet auch hier der aphotometrische Charakter auf hohen Lichtgenuß, eine Lichtfülle des Standortes, mit der die Pflanze nicht ökonomisch umzugehen braucht, hin. Der Lichtgenuß aller bis jetzt darauf hin untersuchten Pinusarten bewegt sich innerhalb enger Grenzen *(Pinus nigra, P. Laricio* $= 1-\frac{1}{11}$, *P. flexilis* $1-\frac{1}{9}\left(\frac{1}{11}\right)$, *P. Murrayana* $= 1-\frac{1}{6}$, freistehend $\frac{1}{10}$, nach Wiesner, *P. montana* $= 1-\frac{1}{8}$). Morphologisch sind die Nadeln von *Pinus montana* von denen der *P. silvestris* nach Vierhapper durch derbere Konsistenz, stumpfere Enden und geringeren Grad der Drehung unterschieden. Auch tritt die bläuliche Bereifung der Innenseite an ihnen nur in der Jugend auf. Die jüngsten Nadeln, an den Triebspitzen, sah ich fast vertikal aufgerichtet, mit ihren freien Enden etwas zusammenneigend, die älteren, der tiefer stehenden Quirle schräge unter immer größer werdenden Winkeln schräg von der Achse abstehend. Der aphotometrische Charakter ist bei allen gleich gut ausgeprägt. In tiefem Schatten der Krone erwachsene Nadeln trugen ein dunkleres Kolorit und eine bemerkenswerte, abweichende Anordnung an der Achse zur Schau. An Schattensprossen, sowohl aus dem Innern der Krone als auch von der Peripherie, die sich in Horizontallage befanden (letztere von darüber befindlichen, herabgekrümmten Ästen oft niedergehalten oder selbst flach dem Boden angedrückt)

und nur im Genusse eines schwachen Oberlichtes standen, erschienen die Nadeln auf den ersten Blick förmlich zweizeilig angeordnet, die Sprosse selbst förmlich flach gepreßt. Bei näherem Zusehen zeigte sich allerdings, daß die Nadeln nicht ausschließlich, aber doch vorwiegend an den beiden Sproßflanken entwickelt waren (wobei die Nadeln je eines Paares sich außerordentlich nahe, bis zur Berührung gerückt waren), während an der Sproßoberseite, ungefähr in der Mitte nur eine Reihe von Nadeln, in der Richtung der Sproßachse, dieser angedrückt oder kaum von ihr abstehend, verlief. Bei den peripheren Zweigen dieser Art könnte man allerdings zunächst an bloße, primär durch Druck oder Raummangel verursachte Zwangsformen denken. Dem widerspricht aber die völlig analoge Ausbildung der nach oben gänzlich unbehinderten Schattensprosse aus dem Innern und in größerer Höhe der Krone. Eine Umbildung, beziehungsweise Umstimmung des photometrischen Charakters des Laubes ein und derselben Art mit dem Wechsel der Beleuchtung hat Wiesner in zahlreichen Fällen nachgewiesen.

Ich verweise auch auf eine sehr instruktive Abbildung bei Graebner, welche sehr schön zeigt, wie an einer im tiefen Schatten gewachsenen Fichte die Nadeln typisch zweizeilig (wie bei der Tanne) angeordnet waren, wie also an Stelle des panphotometrischen Charakters derselben der euphotometrische trat. Von diesem Gesichtspunkte aus darf jedoch unser Fall nicht betrachtet werden. Denn nach wie vor zeigten nämlich sowohl die an den Flanken als auch in der Mitte der Sprosse orientierten Nadeln keine bestimmte Beziehung zum Lichteinfall, wendeten eben so oft die eine wie die andere Seite nach oben, waren also nach wie vor aphotometrisch.

Aber eine allgemeine, gröbere Einstellung auf Oberlicht, die Tendenz zur möglichsten Ausnützung desselben war unleugbar vorhanden und offenbar auch der Sinn dieser abweichenden Anordnung. Theoretisch ist die Umwandlung aphotometrischer Assimilationsorgane in photometrische ja denkbar und vollzieht sich in Wirklichkeit, nach Wiesner, wenn auch im allgemeinen nur phylogenetisch, so doch in manchen Fällen (einzelne Koniferen) auch ontogenetisch. Wiesner stellt auch ausdrücklich fest, daß Übergänge vom aphotometrischen Blatte zum photometrischen in der Natur bestehen. Er bezeichnet solche Blätter dann als »oligophotometrisch«, das heißt stumpf auf das Licht reagierend in dem Sinne, daß sie zwar ihre Oberseite dem stärkeren Lichte zuwenden, aber nicht befähigt sind, ihre Spreite weiter nach den Graden der Lichtstärke zu orientieren. Dieser Typus ist aber offenbar auf unseren Fall nicht anwendbar. Es können ferner nach Wiesner aber aphotometrische Blätter in ihrer Lagerung auch rein passiv auf günstigen Lichtempfang eingerichtet sein, das heißt ihre Oberseite dem Lichte zuwenden und eine fixe Blattlage vortäuschen, ohne daß Licht überhaupt die Ursache hiervon ist. Solche Blätter hat Wiesner »pseudophotometrische« genannt, ein Modus, dem sich unser Fall aber wiederum nicht unterordnen läßt. Es handelt sich hier eben nicht um eine Umstimmung des aphotometrischen Charakters der einzelnen Nadel, der als solcher gewahrt bleibt, als vielmehr um eine Umbildung ganzer ursprünglich allseits benadelter, orthotroper Sprosse, beziehungsweise Sproßsysteme unter dem Einflusse stark abgeschwächter Beleuchtung in mehr weniger zweizeilig benadelte, plagiotrop-dorsiventrale zum Zwecke besserer Ausnützung des einseitig einstrahlenden Oberlichtes. Einmal darauf aufmerksam geworden, konnte ich das Phänomen dann zu wiederholten Malen feststellen.

So trat die beschriebene Tendenz zur zweizeiligen Anordnung der Nadeln schon an den obersten völlig freien Trieben der Legföhre, die im Schatten einer Fichte in 1400 *m* Höhe am Natterriegel wuchs, bei $L = \frac{1}{6}$ deutlich zutage. Dasselbe Verhalten zeigten die im eigenen Schattenlichte von der Stärke $L = \frac{1}{6}$ erwachsenen Sprosse einer Legföhre in 1500 *m* Höhe. An Exemplaren des Grazer botanischen Gartens wurde an Schattensprossen aus dem Innern der Krone bei $L = \frac{1}{6 \cdot 5}$ dieselbe Wahrnehmung gemacht.

Der Grenzwert der Lichtabschwächung (gleichgültig, ob es sich um eigenes Schattenlicht oder jenes eines Schirmbaumes handelt), bei dem dieser Umschlag der Benadelung eintritt, dürfte demnach zwischen $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{7}$ gelegen sein, also nicht weit vom Minimum des Lichtgenusses der Legföhre entfernt) und bietet in gewisser Hinsicht eine unverkennbare Analogie zum »kritischen Punkte« des Lichtgenusses photometrischer Blätter im Sinne Wiesner's, der den Übergang vom pan- zum enphotometrischen Blattcharakter bezeichnet, dar. Vergleichsweise habe ich auch *Pinus silvestris* bei Graz auf ihr diesbezügliches Verhalten untersucht und gefunden, daß auch bei ihr die Erscheinung, nur in wesentlich abgeschwächtem Maße, zu beobachten ist. In tiefem Schattenlichte ($L = \frac{1}{12} - \frac{1}{15}$) erwachsene Sprosse trugen die Nadeln ebenfalls vorzugsweise an ihren Flanken in einer Ebene ausgebreitet; doch klafften die Nadeln je eines Paares viel weiter auseinander als bei der Legföhre, und war auch die Sproßoberseite mit mehreren Reihen von Nadeln besetzt, die oft unter erheblichen Winkeln von der Achse abstanden.

Nicht unerwähnt möchte ich schließlich noch die von Stahl und Wiesner aufgedeckte Beziehung zwischen Lichtgenuß und Wurzelverpilzung bei Laub- und Nadelhölzern lassen, darin bestehend, daß die Höhe des Lichtgenusses im umgekehrten Verhältnisse zur Ausbildung der Mycorrhiza steht. Dies trifft sehr deutlich für *Pinus nigra* und *P. Laricio* mit hohem Lichtgenußminimum und unvollkommener Mycorrhiza, wogegen *Picea* und *Abies* mit sinkendem Minimum stets höhere Grade der Wurzelverpilzung aufweisen, zu, weniger deutlich dagegen für *Pinus montana*. Diese besitzt trotz ihres noch niedrigeren Minimums (als *P. nigra*) eine wohl entwickelte ektotrophe und endotrophe Mykorrhiza, und Neger verweist zum Beispiel auf die Tatsache, daß die Fichte im Dünensand nur dann gut gedeiht, wenn sie mit Legföhre zusammen gepflanzt wird.

Anatomie der Legföhrennadel.

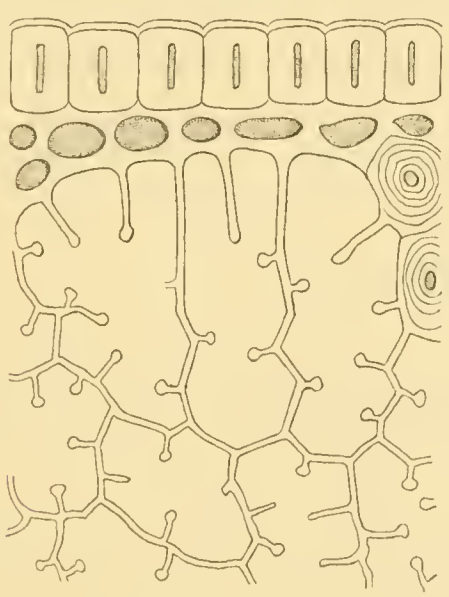
Die Lichtstimmung und der photometrische Charakter der Legföhrennadel spiegelt sich, wie auch sonst überall, in klarer Weise auch in ihrem anatomischen Baue wieder. Dem aphotometrischen Charakter der Nadel entspricht ihr konzentrischer Bau, genauer gesagt, die konzentrische Anordnung ihres grünen Mesophylls, eine Einrichtung, die bewirkt, daß das Licht von allen Seiten her die Chlorophyllkörner treffen kann (daher es auch gleichgültig ist, welche Seite sich dem Lichte zuwendet), und eine fixe Lichtlage nicht notwendig macht, da allseits genug Licht zur Verfügung steht. Mit wechselndem Sonnenstande wird stets immer eine andere Partie des Chlorophylls relativ stark bestrahlt und so die nachteilige Wirkung dauernder starker Beleuchtung vermindert. Der anatomische Bau der Legföhrennadel ist, wie Vierhapper hervorhebt, ein besonders ausgeprägter xerophiler. Die Zellen der Epidermis, fast doppelt so hoch als breit, sind sehr dickwandig und besitzen ein spaltenförmiges Lumen im Gegensatze zum rundlichen Lumen von *Pinus silvestris* und *P. nigra*. Auf sie folgt ein ein- bis zweireihiges (letzteres an den Kanten der Nadel) Hypoderm mit mäßig verdickten Zellen (das vielleicht als ein Lichtschutz aufzufassen ist, da nach Wiesner das aphotometrische Blatt bei hohem absoluten Lichtgenusse ein Abwehrmittel gegenüber der starken, direkten Strahlung benötigt, das hier durch eine das chlorophyllführende Gewebe überdeckende Schicht gebildet wird). Dem Hypoderm liegen 3 bis 6 (im Mittel 4) Harzgänge direkt an. (Bei *Pinus nigra* und *P. silvestris* sind sie ringsum von Mesophyll umschlossen und in geringer Zahl vorhanden.)

Alle Zellen des durchaus homogenen, konzentrisch angeordneten Mesophylls sind reichlich mit jenen, allseits ins Innere vorspringenden Leisten und Fortsätzen versehen, die ihnen die Bezeichnung »Armpalissaden« eingetragen haben. Diese Vorsprünge sind, wie ich hervorheben möchte, besonders stark an den an das Hypoderm angrenzende Mesophyllzellwänden entwickelt, fehlen aber auch den an die Gefäßbündelscheide angrenzenden Wänden nicht, was an dem von Vierhapper reproduzierten Querschnitt einer Nadel (nach Kirchner-Löw-Schroeter) nicht ersichtlich ist. Innerhalb der

Gefäßbündelscheide liegt das Leitbündel, welches aus zwei deutlich getrennten Strangen besteht, die aus je einem Holz- und Siebteile aufgebaut und durch eine dem letzteren auf seiner Außenseite anliegende Platte mechanischer Zellen gewissermaßen miteinander verbunden sind. Spaltöffnungen sind gleichmäßig auf Außen- und Innenseite der Nadel verteilt.

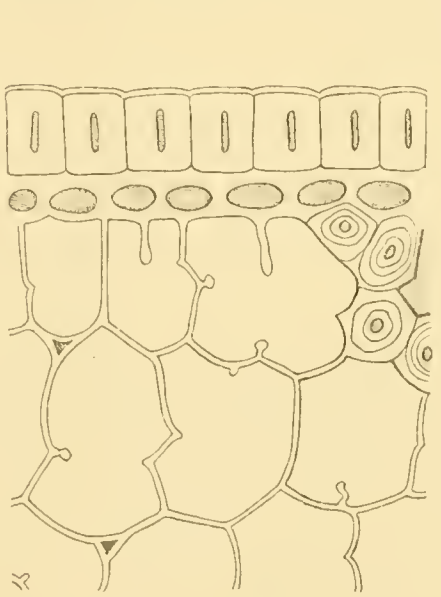
Für meine Zwecke war es nun wichtig, festzustellen, ob es auch in den, den verschiedenen Beleuchtungsgraden entsprechenden Licht- und Schattennadeln der Legföhre zu ähnlichen anatomischen Differenzierungen komme, wie etwa in den bekannten Licht- und Schattenblättern der Rotbuche. Bedeutende anatomische Unterschiede waren allerdings meines Erachtens von vornherein nicht zu erwarten, da erfahrungsgemäß sich solche erst beim Laube von Bäumen einstellen, deren Amplitude des Lichtgenusses eine sehr weite ist, wie dies zum Beispiel eben für die Rotbuche zutrifft $\left(L = 1 - \frac{1}{60}\right)$. Gleichwohl sind Licht- und Schattennadeln der Legföhre, die zum Beispiel den Lichtgenußstärken $\frac{1}{1 \cdot 5}$ und $\frac{1}{6 \cdot 5}$ entsprechen, schon auf den ersten Blick im Querschnittsbilde auseinanderzuhalten. Die unterscheidenden Merkmale beider betreffen in erster Linie das Mesophyll, in minderem Grade auch die Epidermis. Die Kutikula der »Lichtnadeln« zeigt stärkere Entwicklung als jene der »Schattennadeln«. Die ins Innere der Mesophyllzellen vorspringenden Leisten sind in der Lichtnadel nicht nur weit zahlreicher, sondern auch, speziell an den an das Hypoderm angrenzenden Wänden von viel größerer Länge als in der Schattennadel. Die Mesophyllelemente selbst zeigen in der Lichtnadel die Tendenz zur stärkeren Einbuchtung, sind schmäler, aber tiefer als jene der Lichtnadel, die eine mehr ovale Form bei annähernd gleicher Breiten- und Tiefenerstreckung aufweisen. Da die

Fig. 1.



Lichtnadel von *Pinus montana*.
(Mesophyllquerschnitt) Vergr. 540.
Lichtgenuß $= \frac{1}{1 \cdot 5}$.

Fig. 2.



Schattennadel von *Pinus montana*.
(Mesophyllquerschnitt). Vergr. 540.
Lichtgenuß $= \frac{1}{6 \cdot 5}$.

einspringenden Leisten der Armpalissaden zweifellos den Nutzen haben, daß dadurch möglichst viele Chloroplasten an den Zellwänden Platz finden (Prinzip der Innenflächenvergrößerung), so muß in ihrer Ausbildung schon an und für sich eine förderliche Einrichtung zur möglichsten Ausnutzung allseits einstrahlenden Lichtes erblickt werden. Da nun starke Belichtung zweifellos der anregende Faktor zu einer immer vollkommeneren Ausgestaltung des Assimilationsgewebes ist, erscheint ihre Vermehrung und Vergrößerung in der Lichtnadel ohneweiters verständlich. Nicht unerwähnt in diesem

Zusammenhange mögen auch die von Bonnier durchgeführten Kulturversuche mit *Pinus austriaca a)* in gewöhnlichem (unterbrochenem) Lichte, *b)* in kontinuierlichem, elektrischem Lichte, bleiben. Wie die von Schimper reproduzierten Querschnittsbilder beider Nadeln deutlich erkennen lassen, unterscheidet sich die in kontinuierlichem elektrischen Lichte gezogene Nadel durch größeren Reichtum an Chlorophyll, auch in tiefer liegenden Schichten, zum Beispiel Mark, aber schwach oder kaum ausgebildete Armpalissaden, dünnere Zellwände, quantitatives Zurücktreten der mechanischen Elemente, überhaupt durch viel geringere Differenzierung des histologischen Baues höchst auffällig von der bei gewöhnlicher, unterbrochener Beleuchtung verwachsenen Nadel, weist vielmehr große Ähnlichkeit mit der anatomischen Struktur etiolierter oder auch hochnordischer Pflanzen auf. Unterbrochen elektrisch beleuchtete Pflanzen verhielten sich intermediär.

Aus Bonniers Versuchen geht klar hervor, daß die Anreicherung des Assimilationsgewebes mit Chlorophyll mit der Steigerung des Lichtgenusses in Beziehung steht. Das Unterbleiben der Armpalissadenbildung bei ununterbrochener elektrischer Beleuchtung hängt vielleicht damit zusammen, daß die Intensität der verwendeten Lichtquelle doch weit hinter der des Sonnenlichtes zurückblieb. Nicht uninteressant ist endlich der Vergleich des anatomischen Baues der Nadeln der Legföhre mit jenen der Zirbe, den unter anderen ebenfalls Vierhapper beschreibt. Die Nadel von *Pinus Cembra* ist zwar im allgemeinen auch konzentrisch gebaut, aber doch mit unverkennbaren Anklängen zu dorsiventraler Entwicklung. So treten Spaltöffnungen nur an den beiden Innenseiten auf.

Im Sinne von Armpalissaden ist nur die erste, dem Hypoderm anliegende Mesophyllschicht entwickelt, wodurch, bei gleichzeitiger, relativer Längsstreckung derselben, das Mesophyll ziemlich deutlich in ein einreihiges Palissadenparenchym und ein vielreihiges Schwammparenchym gegliedert erscheint. Eine anatomische Ausprägung, die mit dem geringeren Lichtbedürfnis der Zirbe (gegenüber der Legföhre) sowie mit ihrer Fähigheit, in der Jugend mehr Schatten zu ertragen, trefflich im Einklange steht.

Das Grünerlengebüsch.

Legföhre und Grünerle vertreten sich in unseren Alpen bekanntlich in der Regel gegenseitig, was mit der Verschiedenheit ihrer edaphischen und klimatischen Ansprüche zusammenhängt. *Alnus viridis* bevorzugt mineral-, speziell silikatreiche oder mergelige Böden des Urgebirges und Schiefers im Gegensatz zu *Pinus montana*, der Kalk und Dolomit besonders zusagt. Für die Grünerle ist der kühle, das Wasser zäh festhaltende Urgesteinsboden im allgemeinen besser geeignet, als der wärmere, rasch austrocknende Kalk. Nach Schroeter bevorzugt *Alnus viridis* die unter den Laubhölzern gewissermaßen den Zundernhabitus vertritt (daher auch Laublatsche genannt), feuchte, schattige Nordhänge, beginnt gleich der Legföhre als Strauch im Koniferengürtel und geht wie diese über die Baumgrenze hinaus, einen Gürtel zwischen 1500 bis 2000 (2060) *m* Seehöhe einnehmend. Möglicherweise entspricht ihre heutige obere Grenze der ehemaligen Waldgrenze, was unter anderem Schroeter für einen Bestand bei St. Antönien in der Schweiz wahrscheinlich gemacht hat. Nach Vierhapper ist *Alnus viridis* mehr dem relativ kontinentalen Klima der Zentralalpen, *Pinus montana* dem relativ ozeanischen der Kalkalpen angepaßt. Erstere ist auch letzterer gegenüber durch ihre Raschwüchsigkeit sowie die Leichtigkeit ihrer Verjüngung und Verbreitung im Vorteil. Die geschilderte Verschiedenheit ihrer Ansprüche schließt jedoch ein Nebeneinandervorkommen beider in demselben Gebiete, ja selbst in ein und demselben Bestande nicht aus. So beobachtete ich *Pinus montana* und *Alnus viridis* auf demselben Substrat (Urgestein) oberhalb der Waldgrenze, auf Hängen, miteinander

abwechselnd, im Aufstiege zum Giglachsee, in SO-Lage, erstere allerdings mehr auf den »Felswandeln« und höher ansteigend, letztere mehr in den feuchten Runsen und im groben Schutt.[1] Mischbestände beider oberhalb des Nadelwaldes beschreibt Kerner aus der Biharia, Vierhapper aus dem Lungau, Strobl vom großen Scheiplsee am Bösenstein, Nevole von der Frauenmauer; ich selbst erinnere mich von früher her auch solcher im großen Kar der Koralpe.

Lichtgenuß von Alnus viridis.

Weder über den Lichtgenuß dieses Zwergstrauches noch über den seiner nächsten Verwandten, *Alnus glutinosa* und *Alnus incana*, liegen zurzeit irgendwelche exakten Angaben vor. Die in der Literatur vorfindlichen Daten beziehen sich nur auf ganz allgemein gehaltene Charakterisierungen der Lichtstimmung der Alnusarten.

Gayer rechnet die Arten der Gattung Alnus im allgemeinen zu den in bezug auf Lichtbedarf mehr indifferenten Holzarten, von denen er folgende Reihe aufstellt: *Fraxinus excelsior, Castanea vesca, Ulmus, Alnus glutinosa, Pinus nigra, Alnus incana, Tilia, Pinus Strobus, Acer, Pinus Cembra.* Warming dagegen stellt sie zu den Lichtbäumen, die er in folgender absteigenden Reihenfolge gruppiert: *Larix, Betula, Alnus, Populus tremula, Pinus silvestris, Sorbus, Quercus, Ulmus, Acer Pseudo platanus.* Neger ordnet folgendermaßen an: *Pinus, Larix, Quercus, Alnus, Platanus.*

Das Maximum des Lichtgenusses von *Alnus viridis* erreicht den Wert 1, was, gleich der Legföhre, wieder besonders häufig in der Nähe ihrer oberen Verbreitungsgrenze der Fall ist. Je nach Exposition, Geländebeschaffenheit, ist wiederum die Stärke des der Krone von außen zufließenden Lichtes sehr verschieden. So maß ich in O-Lage (1750 *m*, Speikkogel) $L = \frac{1}{3}$, in NO-Lage (1800 *m* Ameringkogel) $L = \frac{1}{3 \cdot 5}$, NO-Lage (1500 *m*, Speikkogel), $L = \frac{1}{5}$, in SW-Lage (1900 *m*, Rappelkogel) $L = \frac{1}{2}$, NW-Lage (1400 *m*, Aufstieg zum Giglachsee) $L = \frac{1}{6}$ usw. Das Minimum des Lichtgenusses, bestimmt durch das schwächste, noch ertragene Innenlicht der Krone) liegt zwischen $L = \frac{1}{15}$ bis $\frac{1}{18}$ (1750 *m*, Speikkogel, 1800 *m*, Ameringkogel). Zum Vergleiche wurde auch das schon eingangs erwähnte Vorkommen von *Alnus viridis* bei Graz herangezogen. Das Grünerlengebüsch, das im Nordosten von Graz schon auf den niedrigen Höhen des Rainerkogels, Rosenberges, der Platte und des Lineck von etwa 450 *m* aufwärts auf Devonschiefer, beziehungsweise Belvedereschotter stockt und in höheren Lagen, dann auf Gneis bis zum Semmering, beziehungsweise Wechsel sich hinzieht, war schon Kerner wegen seiner niedrigen Lage aufgefallen und ist nach ihm unter den Pflanzen des subalpinen Gaues der baltischen Flora, der hier mit dem pannonischen Gaue der pontischen Flora zusammentrifft, besonders bezeichnend. *Alnus viridis* tritt hier teils als Vorholz am Rande, teils als Unterholz inmitten mehr weniger reiner Bestände von *Pinus silvestris* auf. Als maximale Intensität des Lichtgenusses von *Alnus viridis* beobachtete ich hier auf einem mit ganz junger Kiefer aufgeforstetem südostseitigen, schwach geneigten Hange des Lineck in 690 *m* Höhe den Wert $\frac{1}{1 \cdot 8}$, auf der Nordseite der Platte, auf fast ebenem, ausschließlich von Grünerlenbüschen bestandenem Terrain, in 600 *m* Höhe den Wert $\frac{1}{1 \cdot 5}$. Als Minimum des Lichtgenusses wurde, zur Zeit der hochsommerlichen vollen Belaubung, an verschiedenen Standorten bei Graz der Wert $\frac{1}{20}$ bis $\frac{1}{25}$ ermittelt. Wie bei der Legföhre,

---

[1] Im Gegensatze dazu gibt Vierhapper für den Lungau an, daß dort *Pinus montana* auf den Urgesteinsfelsen größtenteils vollkommen fehle.

wurde auch bei der Grünerle auf den ertragenen Grad der durch verschiedene Schirmbäume verursachten Beschattung entsprechend geachtet.

In der Umgebung von Graz wurde *Alnus viridis* bei nachfolgenden Schattenlichtstärken festgestellt: L $= \frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{5}$ (unter *Betula verrucosa*), $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ (unter *Pinus silvestris, Carpinus Betulus*); $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{6}$ (unter *Pinus silvestris, Picea excelsa, Larix europaea, Castanea sativa, Fagus silvatica*); $\frac{1}{7}$ bis $\frac{1}{8}$ (unter *Quercus sessiliflora, Q. pedunculata, Fagus silvatica*); $\frac{1}{9}$ bis $\frac{1}{12}$ (unter *Fagus*); $\frac{1}{15}$ (unter *Pinus silvestris*); $\frac{1}{13}$ bis $\frac{1}{25}$ (unter *Castanea sativa* [die selbst nur 1·5 *m* hoch, strauchartig entwickelt war und daher tief schattete]); in der Hochlage im Aufstiege zum Giglachsee, 1700 *m*, bei $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{6}$ (unter *Pinus montana*). Gleich der Legföhre findet sich auch die Grünerle unter tiefer schattenden Schirmbäumen wie *Fagus, Quercus, Castanea* (bei $\frac{1}{8}$ und tieferen Werten des Schattenlichtes) nur an der Peripherie des Schattenkreises — bei $\frac{1}{25}$ nur mehr kümmerlich entwickelt — vor. Wurzelt der Stamm weiter einwärts, so krümmen sich die Zweige rasch im Bogen gegen die Peripherie zu, um dem tieferen Schattenlichte raschest zu entfliehen und sind erst an ihren Enden reicher beblättert. Wird *Alnus viridis* dagegen von Birke oder Kiefer überschirmt, so tritt sie in deren lichten Schatten ganz an den Stamm heran und zeigt dort vollkommen aufrechten Wuchs. Die Grünerle verträgt nach dem Gesagten demnach bedeutend stärkere Grade der Überschattung als die Legföhre, wenigstens in tieferen Lagen. (Von ihren Verwandten wird *Alnus glutinosa* von Graebner als in der Jugend gegen Schatten sehr empfindlich bezeichnet). Das Minimum ihres Lichtgenusses steigt, (besonders wenn man das Vorkommen bei Graz miteinbezieht), mit der Seehöhe ziemlich erheblich an (bei Graz 690 *m*: $\frac{1}{25}$, in der Hochlage, 1800 *m*: $\frac{1}{18}$). Auch über die Stärke des Schattenlichtes in den Grünerlenbeständen selbst wurden vergleichende Untersuchungen angestellt, welche folgende Werte ergaben: 1500 *m* (Speikkogel), Bestandeshöhe 2·5 *m*, Schattenlicht $= \frac{1}{21}$: 1800 *m* (Ameringkogel), Bestandeshöhe 2 *m*, Schattenlicht $\frac{1}{18}$; 1500 *m* (Speikkogel), Bestandeshöhe 2 *m*, Schattenlicht $\frac{1}{8}$; 1750 *m* (Speikkogel), Bestandeshöhe 1·5 *m*, Schattenlicht $\frac{1}{20}$; 1900 *m* (Rappelkogel), Bestandeshöhe 0·5 *m*, Schattenlicht $\frac{1}{18}$. In dem erwähnten Grünerlengebüsch auf der Nordseite der Platte bei Graz (600 *m*), das vollkommen frei exponiert und in keiner Weise überschirmt ist — Bestandeshöhe 2 bis 2·5 *m* — wurden Schattenlichtstärken von $\frac{1}{15}$, $\frac{1}{20}$, $\frac{1}{30}$, ja selbst bis auf $\frac{1}{60}$ herab zur Zeit der vollen Belaubung festgestellt. Es kann also die Stärke des Schattenlichtes der Grünerle in noch viel höherem Maße unter das Minimum ihres eigenen Lichtgenusses sinken, wie etwa bei der Legföhre. Auch darin zeigt sich eine bemerkenswerte Analogie mit letzterer, daß selbst niedrige Büsche der Grünerle oft sehr tief, ja tiefer schatten können als hochwüchsigere, was eben in der konvergenten Wuchsform beider Zwergsträucher begründet ist, die zumal an wind- und lawinengefegten Hängen, wo die Äste der Grünerle gleich denen der Legföhre weitausladend sich erst dem Boden anschmiegen und dann im Bogen wieder aufrichten, klar zutage tritt. Da das Schattenlicht der Grünerlenbestände fast durch-

wegs weit unter das Minimum des Lichtgenusses der Legföhre herabgeht, so ist es wohl verständlich, daß man zwar häufig Grünerlen von Legföhren, aber nicht umgekehrt diese von jenen überschirmt findet. Von *Alnus glutinosa* gibt Graebner an, daß sie, gleich Lärche und Birke, nur lichte Bestände bilde und bei Kissling findet sich einmal das Schattenlicht einer Erle (welche ?) mit der Stärke von $\frac{1}{25}$ angegeben.

Der Unterwuchs der Grünerlenbestände.

Über die artliche Zusammensetzung und den physiognomischen Charakter des Unterwuchses der Grünerlenwälder liegen bereits, — wie beim Legföhrenwald — schöne Untersuchungen von verschiedener Seite vor. Kerner beschreibt aus dem Oetztal jüngere Grünerlenbestände, für welche er sommergrüne Schattenpflanzen wie: *Aspidium filix mas, A. filix femina, Polypodium Phegopteris, Stellaria nemorum, Geranium silvaticum, Rumex arifolius* als besonders bezeichnend anführt, während ältere Bestände von immergrünen Ericineen, speziell *Rhododendron ferrugineum* durchdrungen sind. Vierhapper führt für Grünerlenbestände am Seckauer Zinken (Steiermark) an: *Salix arbuscula, Athyrium filix mas, Rumex arifolius, Stellaria nemorum, Ranunculus platanifolius, Geranium silvaticum, Chaerophyllum Cicutaria, Crepis paludosa* und andere Schattenpflanzen. Derselbe beschreibt auch Mischbestände von Grünerle und Legföhre aus dem Lungau und macht dabei als »Grünerlenbegleiter« besonders: *Aconitum Napellus, Doronicum austriacum, Mulgedium alpinum, Deschampsia caespitosa* namhaft. Schroeter charakterisiert den Unterwuchs schwer durchdringlicher Miniaturwälder von *Alnus viridis* aus der Schweiz folgendermaßen: *Adenostyles alpina, Mulgedium alpinum* (das kaum den Schatten derselben verläßt), *Chaerophyllum Villarsii, Aconitum Napellus, Achillea macrophylla, Lilium Martagon, Meum Mutellina* (dieses im Erlenschatten noch bei 1900 *m*, mit 80 *cm* hohen Stengeln und 0·5 *m* breiten Blättern, während es an sonnigen Standorten nur 15 *cm* hohe Stengel und 8 bis 10 *cm* breite Blätter hervorbringt), *Hedysarum obscurum, Carex ferruginea, Vaccinium Vitis Idaea, Rhododendron ferrugineum, V. Myrtillus* (bis 2200 *m*, auch den Grau- und Schwarzerlenbeständen der Auen eigen), *Rosa pendulina, Sorbus chamaemespilus, Campanula barbata Potentilla aurea* (im Erlenschatten ohne den Silberrand ihrer Blättchen). Scharfetter führt für das Grünerlengebüsch der Gerlitzenalpe bei Villach als bezeichnend an: *Juniperus nana, Larix decidua, Sorbus Aucuparia, Rhododendron ferrugineum, Vaccinium Myrtillus, V. Vitis Idaea, Calluna vulgaris, Anthoxanthum odoratum, Deschampsia flexuosa, D. caespitosa, Calamagrostis villosa, Poa alpina, Luzula nemorosa, L. campestris, Potentilla aurea, P. erecta, Geum montanum, Geranium silvaticum, Oxalis Acetosella, Viola biflora, Epilobium montanum, Ajuga pyramidalis, Lamium luteum, Solidago alpestris, Homogyne alpina.* — Gremblich sagt von der Grünerle in Tirol: »Sie bildet mit Moosen und niedrigen, humuserzeugenden Pflanzen einen an organischen Stoffen überreichen Boden (Erlenbruch). In ihre weniger geschlossenen Bestände drängt sich manchmal die Legföhre mit oder ohne Gesellschaft einzelner hochstämmiger Nadelhölzer. In älteren Beständen schmiegen sich in die weichen Pölster aus *Dicranum, Barbula, Bartramia, Sphagnum, Lycopodium* eine Reihe von Pflanzen, wie *Saxifraga, Veronica*-Arten, *Rhododendron ferrugineum, Rh. intermedium, Cystopteris montana* und *C. fragilis*«. Der Unterwuchs der Grünerlengebüsche bei Graz zeigt im allgemeinen folgende Zusammensetzung: *Deschampsia flexuosa, Nardus stricta, Quercus sessiliflora* und *Q. pedunculata, Castanea sativa, Populus tremula, Pinus silvestris, Picea excelsa, Sorbus Aucuparia, Rhamnus cathartica, Galium rotundifolium, Potentilla recta, Fragaria vesca, Cytisus hirsutus, Oxalis Acetosella, Maianthemum bifolium, Melampyrum silvaticum, Polygala Chamaebuxus* (nur auf Kalkinseln im Belvedereschotter), *Calluna vulgaris, Vaccinium Vitis Idaea, V. Myrtillus, Campanula patula, Scabiosa columbaria, Gentiana ascepiadea, Senecio silvaticus, Prenanthes purpurea, Pteridium aquilinum, Aspidium filix mas, Athyrium filix femina.*

Lichtgenuß des Unterwuchses der Grünerlenbestände.

A. In der Hochlage.

Vorzugsweise an den Rändern, dem »Vorholze« der Legföhrenbestände entsprechend, wurden beobachtet: Bis zu $L = \frac{1}{4 \cdot 3}$: *Silene rupestris,* 1750 *m,* blühend; wird von Schroeter als annuelle alpine Art bezeichnet, wogegen sie Fritsch, Wagner und Heimerl als zarte Staude anführen; Kieselzeiger!

Alectorolophus lanceolatus, 1750 *m,* blühend. Ist als grüner, einjähriger Halbschmarotzer nach Heinricher sehr lichtbedürftig und steht, wie alle Halbschmarotzer, unter abweichenden Lebensbedingungen (Warming). *Sempervivum stiriacum,* 1800 *m,* blühend. *Silene inflata,* 1800 *m,* blühend, auch noch bei $\frac{1}{4 \cdot 5}$: »lichtfordernd«. *Aspidium spinulosum,* 1750 *m.* Bis $\frac{1}{5}$: *Campanula Scheuchzeri,* 1800 *m,* blühend. Bis $\frac{1}{7}$: *Solidago alpestris,* 1500 *m, Melandryum silvaticum,* 1800 *m,* beide blühend. Bis $\frac{1}{8}$: *Fragaria vesca,* 1500 *m, Hypericum quadrangulum,* 1500 *m, Galeopsis Tetrahit* (einjährige Pflanze), 1500 *m, Peucedanum Ostruthium,* 1500 *m,* sämtlich blühend. Bis $\frac{1}{9}$: *Athyrium filix femina,* 1440, 1500 *m.* Bis $\frac{1}{11}$: *Sorbus Aucuparia* (1500 *m*), *Ranunculus platanifolius,* 1500 *m, Cardamine amara,* 1500 *m,* sämtlich blühend, *Blechnum Spicant,* 1560 *m.* Bis $\frac{1}{12}$: *Rubus Idaeus,* 1880 *m, Aconitum Napellus,* 1440 *m,* beide blühend. Tiefer in den Grünerlenschatten traten ein: Bis $\frac{1}{13}$: *Homogyne alpina* (1750 *m*), *Phyteuma Zahlbruckneri,* 1750 *m, Veratrum album.* 1750 *m,* alle blühend. Bis $\frac{1}{14}$: *Rhododendron ferrugineum,* 1700 *m,* blühend, *Phegopteris polypodioides.* Bis $\frac{1}{15}$: *Doronicum austriacum,* 1800 *m, Geum montanum,* 1750 *m,* beide blühend, *Aspidium montanum,* 1440 *m.* Bis $\frac{1}{17}$: *Arnica montana,* 1750 *m, Viola biflora,* 1560 *m,* beide blühend. Bis $\frac{1}{18}$: *Campanula barbata,* 1750 *m, Luzula nemorum,* 1750 *m, Saxifraga rotundifolia.* 1700 *m, Anemone alpina,* 1880 *m, Stellaria nemorum,* 1800 *m* (ist nach Seefried typische Schattenpflanze mit streng transversal heliotropischen Blättern und Lichtsinnesorganen vom Typus III. Gibt in Nischen den (—) Geotropismus des Stengels oft auf. der dann schräg oder fast horizontal verläuft; bildet nach Neger im gedämpften Lichte nur Kriechsprosse). *Vaccinium Myrtillus,* 1880 *m, Glechoma hederacea,* 1500 *m, Chrysoplenium alternifolium,* 1500 *m, Sedum alpestre,* 1750 *m, Rumex arifolius* 1750 *m, Potentilla aurea,* 1500 *m,* sämtlich blühend. Bis $\frac{1}{21}$: *Oxalis Acetosella,* 1440 *m, Phegopteris Dryopteris,* 1560 *m, Bartramia ithyphylla,* 1500 *m,* steril, *Dicranum scoparium.* 1500 *m,* steril. Nicht in den Grünerlenschatten eintreten, sah ich von bodenständigen oder aufgestiegenen Arten: *Silene Pumilio, Pinguicula alpina, Gnaphalium dioicum, Veronica officinalis,* meist auch außerhalb derselben *Anemone alpina* und *Juniperus nana.*

B. Grünerlengebüsch bei Graz.

Bei einem Lichtgenusse vom $\frac{1}{1 \cdot 8.}$ wurden beobachtet: *Populus tremula, Quercus sessiliflora* (in gleicher Höhe mit den Kronen der Grünerle oder diese wenig überragend). Bis $\frac{1}{7}$: *Rubus Idaeus,*

R. fruticosus, Euphorbia Cyparissias, Campanula patula (zweijährige Pflanze [nach Seefried im Schatten deutlich transversal-heliotropisch, mit Lichtsinnesorganen teils vom Typus I, teils III]). Bis $\frac{1}{10}$: *Rhamnus cathartica.* Bis $\frac{1}{13}$: *Pinus sitvestris, Sorbus Aucuparia.* Diese bisher genannten Arten bilden vorzugsweise das »Vorholz«, beziehungsweise den Rand der Grünerlenbüsche. Bis $\frac{1}{15}$: *Aspidium filix mas.* Bis $\frac{1}{19}$: *Pteridium aquilinum* (Lichtgenuß nach Wiesner $1 - \frac{1}{60}$). Bis $\frac{1}{20}$: *Athyrium filix femina, Quercus pedunculata, Picea excelsa, Galium rotundifolium, Potentilla recta, Deschampsia flexuosa, Prenanthes purpurea,* blühend (Lichtgenuß nach Wiesner $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{30}$, bis $\frac{1}{20}$ blühend), *Scabiosa columbaria, Maianthemum bifolium* (nach Seefried typische Schattenpflanze mit fixer Lichtlage und Lichtsinnesorganen vom Typus I), *Fragaria vesca, Oxalis Acetosella, Melampyrum silvaticum* (nach Wagner und Heimerl einjähriger, grüner Halbschmarotzer), *Gentiana asclepiadea, Senecio silvaticus.* Bis $\frac{1}{25}$: *Vaccinium Vitis Idaea.* Bis $\frac{1}{60}$: *Vaccinium Myrtillus, Castanea sativa, Cytisus hirsutus, Calluna vulgaris.* Nicht eintreten sah ich bei Graz *Chamaenerium angustifolium.*

Während der Unterwuchs der Legföhre als der eines immergrünen Bestandes während der ganzen Vegetationsperiode sich unter mehr weniger gleichbleibenden Beleuchtungsverhältnissen befindet (eine merkliche, vorübergehende Herabsetzung dürfte sich vielleicht zur Blütezeit (Mai-Juni) durch die dicht gedrängten Staubblütenkätzchen ergeben), unterliegt jener der sommergrünen Grünerlenbestände im Laufe seiner jährlichen Entwicklung naturgemäß stärkeren Schwankungen derselben. Wie bedeutend dieselben sein können, davon überzeugte mich eine Messung des Schattenlichtes in den noch unbelaubten Grünerlenbeständen auf der Platte bei Graz Mitte April 1919. (Die Grünerle belaubt sich bei Graz — gleichzeitig mit der Buche in der letzten Aprilwoche.) Das Schattenlicht derselben Bestände, das im Hochsommer 1918 eine Herabminderung bis auf $\frac{1}{60}$ aufwies, erreichte jetzt den Wert $\frac{1}{2}$ und erhob sich an den freien Rändern sogar bis auf $\frac{1}{1 \cdot 5}$. An den Grünerlen begannen sich eben die männlichen Blütenkätzchen zu öffnen. Die Entwicklung des Unterwuchses war noch sehr wenig fortgeschritten. Am Boden war fast nur das immergrüne Laub von *Calluna vulgaris* sowie (einer nicht laubwerfenden Art) von *Rubus fruticosus* zu bemerken, nebst *Vaccinium Myrtillus* als einzige blühende Pflanze. Ganz an den Rändern vereinzelter, gegen die angrenzende freie Wiese vorgeschobener Grünerlenbüsche blühte auch *Tussilago Farfara* bei $L = \frac{1}{1 \cdot 5}$. Am 4. Mai war die Intensität des Schattenlichtes schon auf $\frac{1}{4 \cdot 5}$ gesunken. *Cytisus hirsutus* und *Oxalis Acetosella* begannen eben zu blühen. Am 23. Mai — die Staubblüten waren größtenteils schon abgefallen, die Stempelblüten in voller Entwicklung — war das Schattenlicht schon auf $\frac{1}{20}$ gesunken, blieb aber in dieser Stärke bis 6. Juni unverändert. *Vaccinium Myrtillus* paßt sich also hier einem Wechsel der Beleuchtung an, die von dem Anfangswerte $\frac{1}{2}$ auf einen 30mal geringeren Endwert herabsinkt! Ob ein derartiger extremer Wechsel der Beleuchtungsverhältnisse auch für den Unterwuchs der Grünerlenbestände in der Hochlage in Rechnung zu setzen ist, entzieht sich derzeit meiner Beurteilung, doch dürfte nach meinem Dafürhalten dort — wo das Gelände erst gegen Ende Juni oder noch später

schneefrei wird — der Beginn der Vegetationsperiode des Unterwuchses zeitlich mit dem der Belaubung der Grünerle zusammenfallen und dieser sohin gleich von Anfang an — unter Wegfall einer helleren Frühjahrsperiode — ziemlich abgeschwächtes Licht, dessen Stärke späterhin nur mehr geringeren Schwankungen unterliegt, erhalten.

Der Schichtenbau der Grünerlenbestände.

Analog dem Unterwuchse der Legföhre weist auch jener der Grünerle eine stockwerkartige Gliederung, meist in drei Schichten, deren Aufeinanderfolge und artliche Zusammensetzung wieder in erster Linie durch die Abschwächung des Lichtes von oben nach unten bedingt ist, auf. Ich lasse hierüber drei meiner Bestandesaufnahmen aus der Hochlage folgen.

I. Grünerlenbestand am Großen Speikkogel, 1500 *m*, NW-Lage, Bestandshöhe 2·5 *m*, Substrat Urgestein.

Oberschicht: *Alnus viridis, Larix europaea* bei $L = \frac{1}{5}$. Mittelschicht: *Rhododendron ferrugineum, Veratrum album, Aconitum Napellus, Athyrium filix femina* $\left(\frac{1}{9}\right)$, *Rumex arifolius, Phegopteris Dryopteris, Ph. polypodioides* $\left(\frac{1}{14}\right)$. Unterschicht: *Campanula barbata, Saxifraga rotundifolia, Oxalis Acetosella, Potentilla aurea* $\left(\frac{1}{18}\right)$, *Bartramia ithyptylla, Dicranum scoparium,* beide steril $\left(\frac{1}{21}\right)$. Letzteres Moos »in einer Form mit dunkelgrünen, glanzlosen Rasen und kurzen, breiten Blättern, mit ebensolchem Zellnetz« (Baumgartner). Der Bestand dürfte als ein älterer im Sinne Kerners aufzufassen sein.

II. Grünerlenbestand am Großen Speikkogel, 1750 *m*, O-Lage, Bestandeshöhe 1·5 *m*, Urgestein.

Oberschicht: *Alnus viridis* $\left(L = \frac{1}{3 \cdot 5}\right)$. Mittelschicht: *Rhododendron ferrugineum, Veratrum album* $\left(\frac{1}{13}\right)$; *Rumex arifolius, Geum montanum, Arnica montana, Doronicum austriacum* $\left(\frac{1}{15}\right)$. Unterschicht: *Homogyne alpina, Potentilla aurea, Sedum alpestre, Luzula nemorosa* $\left(\frac{1}{18}\right)$. Älterer Bestand.

III. Grünerlenbestand am Ameringkogel, 1880 *m*, SW-Lage, Bestandeshöhe 0·5 *m*, Urgestein.

Oberschicht: *Alnus viridis* $\left(\frac{1}{2}\right)$. Mittelschicht: *Rubus Idaeus, Veratrum album* $\left(\frac{1}{12}\right)$. Unterschicht: *Vaccinium Myrtillus, Anemone alpina* $\left(\frac{1}{18}\right)$, *Dicranum scoparium,* steril $\left(\frac{1}{20}\right)$.

Auch in den Grünerlenbeständen macht sich, wie in jenen der Legföhre, mit der Annäherung an die obere Verbreitungsgrenze eine Vereinfachung des Schichtenbaues und eine Herabminderung der Artenzahl in denselben, bemerkbar (1500 *m*: 15 Arten, 1750 *m*: 11 Arten, 1880 *m*: 6 Arten).

Eine auffälligere Zunahme des Lichtgenußminimums des Unterwuchses mit der Seehöhe wurde nur an folgenden Arten (ihre Standorte im Grünerlengebüsch bei Graz miteinbezogen) konstatiert: *Vaccinium Myrtillus* $L\,min = \frac{1}{60}$ (Graz, 560 bis 600 *m*), $L\,min = \frac{1}{18}$ (1880 *m*); *Sorbus Aucuparia* $L = \frac{1}{13}$ (Graz), $\frac{1}{9}$ (1500 *m*), *Athyrium filix femina* $L = \frac{1}{20}$ (Graz), $\frac{1}{8}$ (1500 *m*).

Ansteigen von Schattenpflanzen in den Grünerlenbeständen.

Es wurden beobachtet: Bis 1500 *m*: *Galeopsis Tetrahit* (nach Beck vereinzelt bis 1435 *m* im Krummholz). *Chrysosplenium alternifolium* (von mir in Höhlen bis 1560 *m* beobachtet). *Glechoma hederacea* (in Höhlen bis 1560 *m*); bis 1800 *m*: *Stellaria nemorum* (nach Beck und Vierhapper bis 1750 *m*, nach Pehr bis 1900 *m*); *Doronicum austriacum* (Beck 1670 *m*, Pehr 1800 *m*); bis 1880 *m*: *Veratrum album, Rubus Idaeus* (nach Beck bis 1600 *m*, Vierhapper 1750 *m*). Wenn Strobl für den Kamm des Hochschwung in Steiermark *Maianthemum bifolium* bis 2000 *m* angibt, so dürfte sich dieses Vorkommen wohl auch auf das Grünerlengebüsch dortselbst beziehen.

Auch das Grünerlengebüsch erweist sich demnach, gleich dem Legföhrenwald, als ein Asyl für sommergrüne Schattenpflanzen, die in ihm sich nicht selten über ihre sonstige obere Verbreitungsgrenze erheben. Ebenso wie der Legföhrenwald, ja in noch höherem Grade, entbehrt auch das Grünerlengebüsch einer spezifischen, nur ihm eigenen Begleitvegetation, eine Tatsache, die sehr zugunsten der Auffassung spricht, welche auch im Grünerlengebüsch im allgemeinen nur den Restbestand, das Unterholz ehemaligen Nadel(Fichten)waldes erblickt. Ich neige dieser und anderen von Kerner und Schroeter vertretenen Ansicht auf Grund eigener Beobachtungen im Stubalpengebiete zu. Dort liegt, am Rappelkogel die obere Grünerlengrenze bei 1900 *m*, die untere (mit der oberen Grenze des geschlossenen Fichtenwaldes zusammenfallend) bei 1800 *m*. Durch diesen ganzen, 100 *m* breiten Gürtel hindurch aber trifft man vereinzelte Wetterfichten, deren oberste Baumleichen bei 1880 *m* stehen. Damit soll die auch von Kerner betonte Möglichkeit, daß nicht alle Grünerlenbestände durch Ausschlagen ehemaligen Nadelwaldes entstanden sein müssen, sondern auch spontan über Murbrüchen und Schutthalden sich gebildet haben können, nicht geleugnet werden. Auch in der Begleitvegetation der Grünerle überwiegt, für die im engeren Sinne in ihrem Schatten angesiedelten Arten die Einwanderung von unten weitaus jene von oben. Aus einer von Vierhapper aufgestellten Bestandesliste aus dem Lungau ergeben sich 95 Prozent subalpine, richtiger gesagt nicht-alpine und nur 5 Prozent alpine Arten. Eigene Beobachtungen ergaben in den Grünerlenbeständen, für die Höhenlage zwischen 1500 bis 1600 *m* 94 Prozent subalpine und 6 Prozent alpine Arten, für 1800 bis 1900 *m* 82 Prozent subalpine und 18 Prozent alpine Arten, im Mittel demnach für den ganzen Gürtel 88 Prozent subalpine und 12 Prozent alpine Arten. Besonders charakteristisch ist dabei — gegenüber dem Legföhrenwald — das ausgesprochene Zurückgreifen auf Pflanzen viel tieferer Lagen (als die subalpine und Bergregion) in den Grünerlenbeständen, was offenbar mit dem ausgesprochen hygrophilen Charakter dieser Formation zusammenhängt. Als Beispiele solcher Pflanzen seien aus einer Bestandesaufnahme von Vierhapper genannt: *Urtica dioica, Cardamine amara, Parnassia palustris, Geum rivale, Oxalis Acetosella, Hypericum maculatum, Chaerophyllum Cicutaria, Solidago Virgaurea, Tussilago Farfara, Petasites albus, Senecio nemorensis, Cirsium palustre, Crepis paludosa, Hieracium vulgatum, Brunella vulgaris, Melandryum sitvestre, Geranium silvaticum, Rubus Idaeus,* die zusammen reichlich $^1/_3$ der ganzen Bestandsarten und mehr als 50 Prozent der nicht alpinen Arten desselben ausmachen.

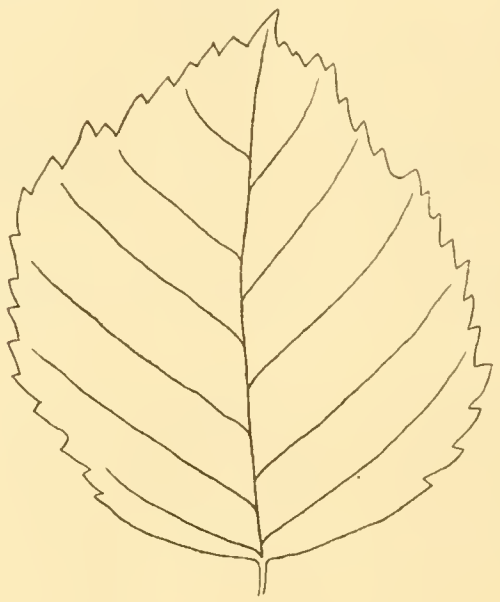
Im Hinblick darauf gewinnt die Begleitvegetation des Legföhrenwaldes, deren Herkunft sich im wesentlichen auf drei Regionen beschränkt, ein relativ homogenes Gepräge gegenüber der heterogenen, der alpinen, subalpinen, Berg-, Hügellands- und Ebenenregion entstammenden Begleitvegetation des Grünerlengebüsches. Xerophyten und thermophile Elemente fehlen dem Unterwuchse der Grünerle in der Hochlage wohl gänzlich. In den Grünerlenbeständen bei Graz treten von pontischen Arten nur: *Castanea sativa, Quercus pedunculata, Polygala Chamaebuxus* (diese bezeichnenderweise auf Kalkunterlagen) auf. Einer Auffassung auch des Grünerlengebüsches — analog des Legföhrenwaldes — als integrierenden Bestandteiles der Waldregion steht nach all dem Gesagten wohl nichts im Wege und gerade hier könnte unter anderem der von Scharfetter verwertete Hinweis auf den Ersatz der alpinen Art durch die subalpine mit ungleich größerer Berechtigung und unleugbarem Erfolge Berücksichtigung finden. So wird im Grünerlengebüsche zum Beispiel die alpine *Silene Pumilio* durch *Silene rupestris* oder *Silene inflata* vertreten; analog *Geum reptans* durch *Geum montanum* oder

G. rivale; Potentilla Clusiana durch *Potentilla aurea; Saxifraga oppositifolia* durch *Saxifraga rotundifolia; Doronicum glaciale* durch *Doronicum austriacum; Cardamine resedifolia* und *C. alpina* durch *Cardamine amara; Viola lutea* und *V. alpina* durch *Viola biflora; Crepis aurea* durch *Crepis paludosa; Phyteuma confusum* durch *Phyteuma spicatum,* am Rinsennock bis 2000 *m* usw.

Photometrischer Charakter und anatomischer Bau des Grünerlenblattes.

Im Gegensatze zu den aphotometrischen Nadeln der Kiefernarten besitzen die Erlenarten *(Alnus glutinosa, A. incana, A. viridis)* photometrische Blätter, die, wie bei den meisten Laubbäumen, wenn sie bei höheren Intensitäten der Beleuchtung — an freieren Standorten — gewachsen sind oder aus der Peripherie der Krone stammen, dem panphotometrischen Typus, wenn dagegen geringeren Beleuchtungsgraden, zum Beispiel im Innern der Krone ausgesetzt, dem euphotometrischen Typus angehören. Panphotometrisches Laub der Grünerle, zumeist schon durch seine konkave Hohlform (mit beiderseits der Mittelrippe sich aufwölbenden Rändern), sowie die mehr weniger

Fig. 3.

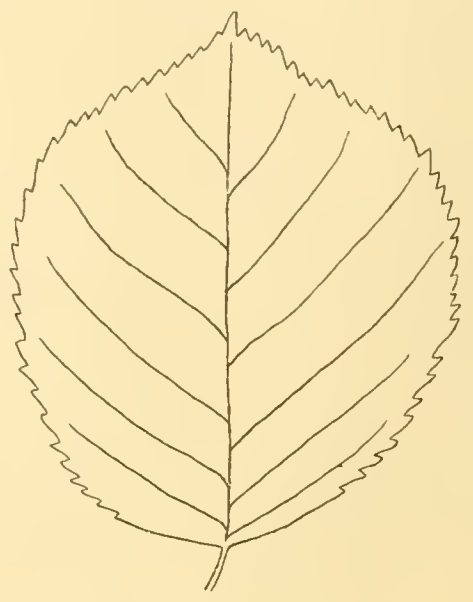


Lichtblatt von *Alnus viridis.*

$\left(\text{Lichtgenuß} = \frac{1}{1 \cdot 8}\right)$

Natürliche Größe.

Fig. 4.



Schattenblatt von *Alnus viridis.*

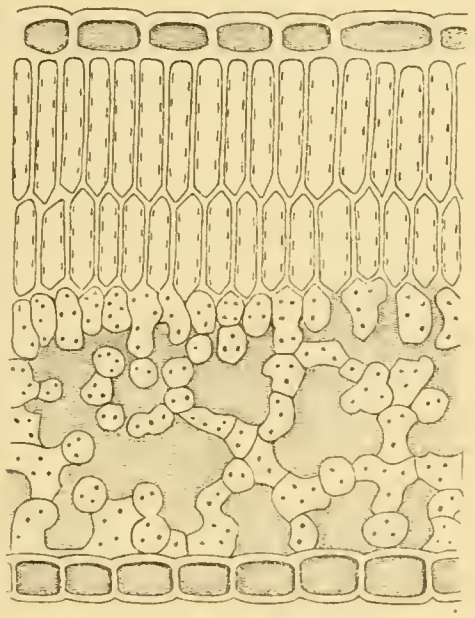
$\left(\text{Lichtgenuß} = \frac{1}{14}\right)$

Natürliche Größe.

aufgerichtete Stellung kenntlich, habe ich bei Graz bei Beleuchtungsstärken zwischen $\frac{1}{1 \cdot 8}$ bis $\frac{1}{6}$, in der Hochlage zwischen $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{5}$ (1700—1880 *m)* beobachtet. Diese »Lichtblätter« sind in der Jugend glänzend (infolge eines harzigen Sekretes der Blattknospen, das bei der Entfaltung allmählich verschwindet), erst hellgrün, später dunkler und fühlen sich derbledierig an. Ihre Hauptadern springen unterseits stark hervor; das dazwischen liegende Grundgewebe ist glatt ausgespannt. Oberseits sind die Hauptadern tief eingesenkt, das zwischen ihnen liegende Grundgewebe vorgewölbt. Der Blattrand ist grob gezähnt. (Fig. 3.) — Euphotometrisches Laub, mit vollkommen ebener, glatter Oberfläche, bei Oberlichtzufuhr in strenger Horizontalstellung beobachtete ich bei Beleuchtungsintensitäten zwischen $\frac{1}{6 \cdot 5}$ bis $\frac{1}{18}$. Zwischen $\frac{1}{12}$ bis $\frac{1}{18}$ tritt in der Regel noch die Tendenz zu ausgeprägter Mosaikbildung des Laubes dazu. Sehr schön beobachtete ich dies unter anderem an einer von *Pinus silvestris* überschirmten Grünerle bei Graz, deren obere, bei $\frac{1}{5}$ erwachsene Blätter schraubig an den Zweigen

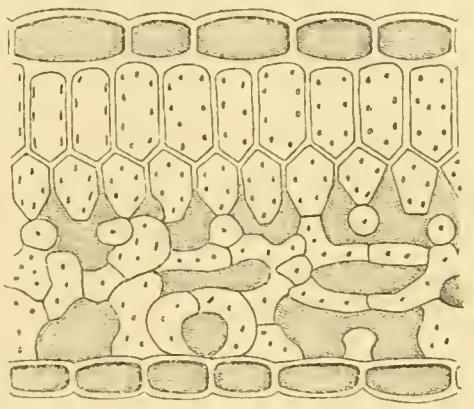
angeordnet und mehr weniger schräg gestellt waren, während die zu tiefst stehenden, bei $\frac{1}{12}$ bis $\frac{1}{15}$, durch Internodiendrehung deutlich zweizeilig, in einer Horizontalebene angeordnet waren und sich mosaikartig ineinander fügten. Eine solche Einstellung der Äste und des gesamten Laubes in eine Horizontalebene deutet nach Wiesner immer auf die baldige Erreichung der unteren Grenze des eigenen Lichtbedarfes, wo kein einziges Blatt mehr erzeugt wird, das im Schatten des eigenen Laubes bestehen könnte. Der kritische Punkt, bei dem die Umwandlung der panphotometrischen in euphotometrische Blätter stattfindet, dürfte im Mittel bei einer Beleuchtungsstärke von $\frac{1}{6}$ gelegen sein. Die Schattenblätter zeigen eine matte, ebene Oberfläche und erreichen oft kaum die Hälfte der Dicke der Lichtblätter. Dagegen sind die Größenunterschiede beider kaum merkliche. (Länge und Breite ist bei beiden ungefähr die gleiche, nur gegen die Basis zu verbreitern sich die Lichtblätter gegenüber den Schattenblättern etwas.) Die Hauptadern springen unterseits kaum vor, das zwischen ihnen liegende Grundgewebe ist glatt ausgespannt. Oberseits sind die Adern nur wenig eingesenkt, das dazwischenliegende Mesophyll ist wieder völlig glatt. Der Blattrand ist fein gezähnt. (Fig. 4.)

Fig. 5.



Lichtblatt von *Alnus viridis*.
$\left(\text{Lichtgenuß} = \frac{1}{1 \cdot 8}\right)$
(Querschnitt.) Vergr. 335.

Fig. 6.



Schattenblatt von *Alnus viridis*.
$\left(\text{Lichtgenuß} = \frac{1}{14}\right)$
(Querschnitt.) Vergr. 335.

Anatomischer Bau der Licht- und Schattenblätter der Grünerle.

Bei dem ziemlichen Weitauseinanderliegen des Maximums und Minimums des Lichtgenusses von *Alnus viridis* $\left(L = 1 - \frac{1}{25}\right)$ war eine weitgehende anatomische Differenzierung der Licht- und Schattenblätter nicht unwahrscheinlich und wurde auch durch die Untersuchung bestätigt. Beide sind typisch dorsiventral gebaut. [Die Blattstruktur wird für alle Betuleen (*Alnus, Betula*), von Solereder (nach Boubier) als typisch »bifazial« angegeben]. Die Dicke der Lichtblätter zu jener der Schattenblätter verhält sich wie 1·5 : 1, selbst 2 : 1. Im Lichtblatte (Fig. 5) sind sowohl die Außen- als die Seitenwände der Epidermiszellen stark verdickt, die Innenwände, wie schon für *Alnus viridis* im allgemeinen Boubier angibt, verschleimt. Auf die Epidermis folgt ein zwei- bis dreireihiges Palissadenparenchym, dessen beide ersten Reihen aus langen, schmalen, lückenlos aneinandergereihten Elementen bestehen, wogegen die kürzeren Zellen der dritten Reihe lockerer gestellt sind und, nach unten sich oft trichterförmig verjüngend, dann den Charakter von Sammel- oder Anschlußzellen (an das folgende Schwamm-

parenchym) tragen. Letzeres ist wohlausgebildet, sehr interzellularenreich und wird nach unten von einer Epidermis abgeschlossen, deren Zellen im Vergleiche zur Oberhaut schwächer verdickte Außen- und Seitenwände aufweisen. Das Palissadengewebe (inklusive der Sammelzellen) nimmt mehr als die Hälfte der Blattdicke ein. Auf der Unterseite (seltener auch oberseits) der Lichtblätter sind — schon mit freiem Auge — zahlreiche schwarze Punkte erkennbar, welche sich unter dem Mikroskope als Schuppenhaare, die in ihrem zentralen, beziehungsweise basalen Teile braun gefärbt, an den Rändern dagegen fast farblos sind, erweisen. Sie liegen besonders in der Nähe und über den Enden der feineren, das Blatt durchziehenden Adern und sind im Lichtblatte nicht nur weit zahlreicher entwickelt, sondern auch größer und dunkler gefärbt als am Schattenblatte, wo sie gleichfalls fast nur unterseits auftreten. In ihrem Bau gleichen sie völlig den in Solereder beschriebenen und abgebildeten Drüsenschuppen (Schilddrüsen) von *Betula alba*. (Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart 1899, p. 891, Fig. 187, *B—D*.) Außer Schuppenhaaren kommen bei *Alnus viridis* noch einfache mehrzellige, einreihige Haare vor, die ich aber nur an der Unterseite der Schattenblätter, gleichfalls über den Gefäßbündeln, beobachtet habe. Im Schattenblatte (Fig. 6) sind die Außenwände der oberseitigen Epidermis stärker vorgewölbt, aber (wie auch die Seitenwände) weniger verdickt, die Innenwände weniger verschleimt, wie im Lichtblatte. Das Palissadenparenchym ist nur zweireihig. Die dicht geschlossenen Zellen der ersten Reihe sind bedeutend kürzer, aber breiter als im Lichtblatte, die der zweiten Reihe locker gestellt und wiederum als Sammelzellen ausgebildet. Das Schwammparenchym zeigt oft eine ausgesprochene Tendenz zur Streckung seiner Elemente in horizontaler Richtung. Palissaden- und Schwammparenchym sind annähernd gleich stark entwickelt. Die Zellen der unteren Epidermis stimmen mit denen der oberseitigen, von einer etwas geringeren Breite abgesehen, völlig überein. Doch sind die Tangentialwände der oberseitigen Epidermis im Lichtblatte weniger stark gewellt als im Schattenblatte. Eine Verschiedenheit im Baue oder in der Verteilung der Spaltöffnungen am Licht-, beziehungsweise Schattenblatte konnte nicht festgestellt werden. Alles in allem reagiert also das Laub der Grünerle auf Beleuchtungsunterschiede in seinem anatomischen Baue in demselben Sinne und fast in demselben Grade, wie die meisten unserer Laubhölzer, speziell die Rotbuche (die von Stahl als eines der besten Beispiele der Anpassungsfähigkeit des Assimilationssystems an die Beleuchtung bezeichnet wird), das heißt mit einer Vermehrung und Verlängerung des Palissadengewebes (und damit der Blattdicke) des Lichtblattes als Ausdruck seiner gesteigerten Assimilationsenergie. Im Verhältnis zu den im gegebenen Falle nicht gar so erheblichen Beleuchtungsunterschieden (Lichtblatt bei $L = \frac{1}{1 \cdot 8}$, Schattenblatt bei $L = \frac{1}{14}$) sind die Unterschiede im anatomischen Baue sogar recht bedeutend zu nennen. Die stärkere Verschleimung der Epidermisinnenwände im Lichtblatte kann als Schutz gegen Trockenheit aufgefaßt werden. Ihr Zurücktreten im Schattenblatt ermöglicht, im Vereine mit den bikonvexen Epidermiszellen desselben, eine bessere Lichtperzeption. Analoges berichtet Gaulhofer von den Licht- und Schattenblättern von *Betula pubescens*. (Erwähnt sei noch, daß, nach Schramm, der *Alnus glutinosa* untersucht hat, die erwachsenen »Sonnenblätter« dieser Pflanze ein ununterbrochenes Hypoderm, die »Schattenblätter« dagegen ein unterbrochenes Hypoderm besitzen, sonst aber sich wenig voneinander unterscheiden).

Ob auch bei der Grünerle eine Beziehung zwischen Lichtgenuß und Wurzelverpilzung besteht, vermag ich zurzeit nicht zu entscheiden. Wohl wird für *Alnus glutinosa* und *A. incana* der Besitz einer endotrophen Mykorrhiza angegeben, von *Alnus viridis* aber verlautbart hierüber in der Literatur nichts.

Noch wäre zu erwähnen, daß — gleichwie dem Legföhrenwald — Vierhapper auch die Grünerlenformation in der Stufe der Baumgrenze sowohl über mäßig feuchtem wie trockenem Boden selbst schon als eine Art Abschlußformation für lange Zeiträume auffaßt. Bei Änderung der edaphischen Verhältnisse können beide ineinander übergehen, und zwar der Legföhrenwald in den Grünerlenbestand durch Zufuhr mineralischer Stoffe, letzterer in ersteren durch Verarmung des Bodens (Rohhumusbildung). Zwischenglieder dieser Umwandlung sind gemischte Bestände beider.

Vergleichende Betrachtung der Begleitvegetation der Legföhren- und Grünerlenbestände.

Der Gesamteindruck, den man von dem Bestandesbilde des Legföhrenwaldes einerseits, des Grünerlengebüsches andrerseits erhält, ist — worin alle Beobachter übereinstimmen — ein so total verschiedener, daß sich unwillkürlich die Frage aufdrängt, auf Rechnung welcher ökologischer Faktoren er in erster Linie zu setzen ist. Zweck dieser Untersuchungen war es nun unter anderem auch, festzustellen, ob und bis zu welchem Grade hierfür Beleuchtungsunterschiede verantwortlich zu machen sind. Es hat sich aber ergeben, daß die Unterschiede des Schattenlichtes in beiden Beständen in der Hochlage wohl zu geringfügige sind, um daraus allein etwa eine tiefgreifende Verschiedenheit der artlichen Zusammensetzung des Unterwuchses ableiten zu können. Daß ganz allgemein, wie Kerner hervorhebt, immergrüne Nadelwälder vorzugsweise von immergrünen, sommergrüne Laubwälder von sommergrünen unteren Schichten durchdrungen werden, gilt auch für den Legföhrenwald, beziehungsweise das Grünerlengebüsch. Es prägt sich dies vorzugszweise in dem weitaus größeren Reichtum der Legföhrenbestände an immergrünen Arten gegenüber den Grünerlenbeständen aus. Ich verweise im Unterwuchs des Legföhrenwaldes auf: *Rhododendron hirsutum, Rh. ferrugineum, Rhodothamnus Chamaecystus; Vaccinium Vitis Idaea, Helleborus niger, Erica carnea, Calluna vulgaris, Juniperus communis, J. nana. Homogyne alpina, Pirola rotundifolia, P. uniflora, Empetrum nigrum, Chamaebuxus alpestris, Arctostaphylos uva ursi, Aspidium lobatum, A. montanum, A. Lonchitis, Blechnum Spicant,* gegenüber den wenigen Immergrünen der Grünerlenbestände: *Juniperus nana, Rhododendron ferrugineum, Vaccinium Vitis Idaea, Homogyne alpina, Sempervivum stiriacum, Sedum alpestre, Aspidium montanum, Blechnum Spicant.* Im Grünerlengebüsch bei Graz sind *Vaccinium Vitis Idaea, Calluna vulgaris* und ein wintergrüner *Rubus fruticosus* die einzigen immergrünen Arten. Unter 110 für verschiedene Legföhrenbestände angegebenen Arten notierte ich reichlich 30 immergrüne Arten, unter 50 aus Grünerlenbeständen angegebenen dagegen nur 10. Im Legföhrenwald ist das Verhältnis der immergrünen zu den sommergrünen Arten des Unterwuchses (als Mittel des ganzen Bestandesgürtels) etwa 1 : 3, im Grünerlengebüsch 1 : 4. Mit zunehmender Höhe — gegen die obere Verbreitungsgrenze — ändert sich dieses Verhältnis nicht unbeträchtlich zugunsten der immergrünen, nach unten zugunsten der sommergrünen Arten. Die Zurückführung des Vorwaltens der immergrünen Arten in Nadelwäldern, der sommergrünen im Laubwalde auf die verschiedenen Beleuchtungsverhältnisse, beziehungsweise auf die Verschiedenheit des Wechsels derselben in beiden, wie sie für den hochstämmigen Wald tieferer Regionen mit Erfolg versucht werden kann, ist freilich für unsere beiden Zwergstrauchbestände nicht ohneweiters anwendbar.

Unsere immergrünen Nadelwälder breiten einen relativ hellen, aber dauernden Lichtschirm über den Boden, dessen sich gleichbleibender Lichtstärke der immergrüne Typus des Unterwuchses insoferne besser angepaßt erscheint, als solches Laub gleich im ersten Frühjahr mit der Assimilationsarbeit einzusetzen vermag, während für den Unterwuchs der sommergrünen Laubwälder, in denen die Stärke des Schattenlichtes großen Schwankungen unterliegt (ein Maximum je zur Zeit der beginnenden Belaubung und des Laubfalles, ein Minimum im Hochsommer), das sommergrüne Laub sich als der geeignetste, speziell an die helle Frühjahrsperiode angepaßte Typus erreicht. Wie nun schon angedeutet wurde, kommt aber der Unterwuchs des Grünerlengebüsches wohl kaum dazu, dieses hellere Schattenlicht auch wirksam auszunutzen. Auch ist zu bedenken, daß in beiden Strauchgürteln, die schon zum großen Teil innerhalb der alpinen Region gelegen sind, die Pflanzen des Unterwuchses schon mit Rücksicht auf die kurze Vegetationsperiode keine Zeit mit dem jährlichen Neuaufbau von Achsen und Blättern zu verlieren haben, weswegen denn auch in beiden Gürteln der immergrüne Assimilationstypus, unbeschadet seines Dominierens im Legföhrenwald — relativ stärker betont erscheint. Wenn wir früher von einer totalen Verschiedenheit der artlichen Zusammensetzung des Unterwuchses der Legföhre und Grünerle gesprochen haben, so ist zunächst zu bemerken, daß diese Verschiedenheit ihre wohl-

abgestuften Grade hat und am schärfsten sich bei Gegenüberstellung der Bestandesbilder einerseits der Legföhre auf Kalk, andrerseits der Grünerle auf Urgestein äußert. Damit ist auch ihre vorwiegende Bedingtheit durch edaphische Verhältnisse aufs deutlichste gekennzeichnet. *Pinus montana* ist zwar im allgemeinen durchaus nicht bodenstet, bevorzugt aber in den Ostalpen wenigstens — ausgesprochen $CaCO_3$ — reiche Gesteine (Kalk, Dolomit), bildet aber auch auf Urgestein daselbst, wenn auch niemals so ausgedehnte Bestände. *Alnus viridis* wiederum bevorzugt im Gebiete deutlich die Urgesteinsböden und tritt in den Kalkalpen selten, meist nur auf $CaCO_3$-armen Schiefern (Werfnerschiefer) auf. Relativ, der Legföhre gegenüber ist die Grünerle entschieden bodensteter und damit auf ein kleineres Verbreitungsareal eingeschränkt, was für die folgenden Betrachtungen wichtig ist. Es erscheint daher ganz natürlich, wenn wir im Gefolge der Legföhre auf Kalk typische Kalkpflanzen, im Gefolge der Legföhre auf Urgestein, wie in den Grünerlenbeständen (auf demselben Substrat), aber ebensolche Kieselpflanzen finden. Solche der Fazies der Krummholzformation auf Kalk ausschließlich eigene Begleiter (Kalkpflanzen) sind zum Beispiel: *Helleborus niger, Biscutella laevigata, Erica carnea, Rhododendron hirsutum, Rhodothamnus Chamaecystus, Cyclamen europaeum, Globularia cordifolia, Daphne striata, Chamaebuxus alpestris, Rubus saxatilis, Asperula odorata, Buphthalmum salicifolium, Sesleria varia, Carex ferruginea, Phegopteris Robertiana, Asplenium fissum, Scolopendrium vulgare* u. a. Vierhapper betont ausdrücklich, daß zum Beispiel in der Begleitvegetation der Legföhre auf Urgestein im Lungau, in trockenen wie in feuchten Lagen, jede kalkholde Pflanze vollständig fehlt. Umgekehrt gibt es natürlich wieder Urgesteins-, richtiger kalkmeidende Pflanzen, die den Legföhrenbeständen auf Kalk durchaus fehlen, wie *Deschampsia flexuosa* und *caespitosa, Nardus stricta, Phegopteris polypodioides* und *Ph. Dryopteris* (wie denn überhaupt gewisse Farne viel exaktere Bodenzeiger, beziehungsweise in viel höherem Grade bodenstet sind, als gewisse Blütenpflanzen). Daß übrigens auch sonst kalkfeindliche Gewächse in Legföhrenwäldern gedeihen können, wenn sie durch eine mächtig genug entwickelte Torfschichte vom Substrate getrennt sind, ist ja bekannt. Der hervorragende Einfluß der edaphischen Faktoren auf die Art der Begleitvegetation zeigt sich ja auch darin aufs deutlichste, daß man nach derselben wieder eine Fazies der Legföhrenformation auf trockenem und feuchtem Kalk, wie auf trockenem und feuchtem Urgestein auseinanderhalten kann, die sich in ihrer artlichen Zusammensetzung recht wesentlich voneinander unterscheiden. Die Fazies der Legföhrenformation auf feuchtem Urgestein und jener der Grünerle auf Urgestein nähern sich einander sehr stark (nach Bestandesaufnahmen Vierhapper's ergeben sich für die Formation der Legföhre auf Kalk und jene der Grünerle auf Urgestein 11, für die der Legföhre auf Urgestein und der Grünerle am gleichen Substrat aber 19 gemeinsame Arten). Mit der Gleichsetzung der edaphischen Faktoren werden also die Unterschiede in der Begleitvegetation beider Bestände immer geringer. Daß sowohl dem Legföhrenwald wie dem Grünerlengebüsch eine große Zahl bodenvager Arten gemeinsam sind, braucht nicht besonders betont zu werden. Faßt man die Gesamtverbreitung beider Zwergstrauchgürtel ohne Rücksicht auf das Substrat ins Auge, so ergibt sich, daß es wohl Begleitpflanzen der Legföhre gibt, die der Grünerle durchaus fehlen, aber nicht Grünerlenbegleiter, die nicht wenigstens in der Urgesteinfazies der Legföhre wiederkehrten. Damit ist auch der Legföhrenwald gegenüber dem Grünerlengebüsch als die artenreichere Formation gekennzeichnet, wozu unter anderem auch die durchschnittlich größere Breite des Legföhrengürtels (600 bis 700 *m*, nach Schroeter selbst 800 *m*) gegenüber jener der Grünerlenzone (mit rund 500 *m* Breite) sowie der Umstand beiträgt, daß die größere Mannigfaltigkeit der Kalkstandorte gegenüber den Urgesteinsstandorten speziell in den ostalpinen Ausläufern an und für sich einen größeren Artenreichtum verbürgt.

Zusammenfassung der wichtigeren Ergebnisse.

Pinus montana ist wie alle Pinusarten sehr lichtbedürftig. Mit einem Lichtgenusse von $L = 1 - \frac{1}{8}$ übertrifft sie *Pinus Laricio* und *P. nigra* $\left(L = 1 - \frac{1}{11}\right)$, rangiert nach *Larix decidua* $\left(L = 1 - \frac{1}{5}\right)$ und kommt am nächsten *Betula verrucosa* $\left(L = 1 - \frac{1}{9}\right)$, so wie bei der amerikanischen *Pinus Murrayana* $\left(L = 1 - \frac{1}{6}\left[\frac{1}{10}\right]\right)$ und *P. flexilis* $\left(L = 1 - \frac{1}{9}\left[\frac{1}{11}\right]\right)$. Schattet relativ noch sehr tief $\left(\text{bis auf } \frac{1}{30}\right)$ gegenüber *Pinus nigra* mit $\frac{1}{11}$. Minimum des Lichtgenusses, wie Minimum des Schattenlichtes steigen gegen die obere Verbreitungsgrenze zu an. Der Schichtenbau des Legföhrenwaldes ist, wie der der Wälder überhaupt, in erster Linie durch die Beleuchtungsverhältnisse bedingt, unseren Wäldern gegenüber vereinfacht, die Artenzahl des Bestandes gegen die obere Verbreitungsgrenze zu sinkend. Zur Bildung eines toten Waldschattens kommt es wohl kaum. Blattmosaikbildung ist nur angedeutet. Panaschüre und Blauglanz der Blätter tritt nicht auf. Etiolierte und einjährige Pflanzen fehlen (ausgenommen *Linum catharticum*, das Vierhapper für Legföhrenbestände im Lungau anführt). Der Legföhrenwald spielt in hohem Grade die Rolle eines Asyles für (sommergrüne) Schattenpflanzen tieferer Lagen, deren obere Verbreitungsgrenzen durch ihn oft bedeutend vorgeschoben werden. Die artliche Zusammensetzung des Unterwuchses ist eine sehr reiche und mannigfaltige und weist, bei dem starken Einschlage der Einwanderung von unten, den Legföhrenbestand der Waldregion zu. Eine spezifische, nur dem Krummholze eigene Begleitvegetation existiert nicht. Ruderalpflanzen fehlen fast gänzlich. Lianen sind auf *Atragene alpina* beschränkt. Charakteristisch ist der hohe Prozentsatz an Immergrünen. Legföhrenbestände auf Kalk beherbergen oft thermophile Elemente in größerer Zahl. Die Minima des Lichtgenusses zahlreicher Begleitpflanzen steigen nicht unerheblich mit der Seehöhe an. Die Nadeln der Legföhre gehören wie die aller Pinusarten dem aphotometrischen Typus an und sind wie diese konzentrisch gebaut. Licht- und Schattennadeln sind anatomisch zu unterscheiden durch stärkere Entwicklung der Vorsprünge in den Armpallisaden ersterer. Die Anpassung an stark abgeschwächtes Schattenlicht äußert sich nicht in einer Änderung des aphotometrischen Charakters der Nadeln, sondern in einer Umstimmung der Sprosse, beziehungsweise abweichenden Anordnung der Nadeln, die dann vorzugsweise zweizeilig entwickelt erscheinen.

Der Lichtgenuß von *Alnus viridis* beträgt in der Hochlage $1 - \frac{1}{18}$, bei Graz $1 - \frac{1}{25}$. In der Hochlage verträgt sie ungefähr denselben Grad der Überschattung durch Schirmbäume wie die Legföhre $\left(\text{bis } \frac{1}{6}\right)$, in tieferen Lagen (Graz) aber noch stärkere Grade $\left(\text{bis } \frac{1}{25}\right)$. Schattet selbst sehr tief (in der Hochlage bis $\frac{1}{21}$, bei Graz bis $\frac{1}{60}$, also tiefer als die Legföhre). Toter Waldschatten und Etiolement wurde nicht beobachtet. Annuelle wurden, mit Ausnahme von *Galeopsis Tetrahit*, *Alectorolophus lanceolatus* und *Melampyrum silvaticum*, letztere beide grüne Halbschmarotzer, nicht angetroffen, von zweijährigen *Campanula patula*. Thermophile Elemente fehlen (wenigstens in der Hochlage). Ruderalpflanzen treten fast gänzlich zurück. Der Schichtenbau der Bestände ist wie im Legföhrenwald der Ausdruck der von oben nach unten zu fortschreitenden Beleuchtungsabschwächung. Auch das Grünerlengebüsch ist ein Schattenasyl für viele sommergrüne Pflanzen. Geringerer Prozentsatz an Immergrünen gegenüber dem Legföhrenwalde. Keine spezifische, nur dem Grünerlengebüsch eigene Begleitvegetation. Starker Einschlag der Einwanderung von unten mit einem ausgesprochenen tieferen Zurückgreifen auf Pflanzen selbst der Hügellands- und Ebenenregion. Zugehörigkeit des Grünerlengebüsches zur Waldregion. Deutliche morphologische und anatomische Differenzierung des

Laubes in Licht- und Schattenblätter. Erstere sind pan-, letztere euphotometrisch. Kritischer Punkt (für die Umstimmung ersterer in letztere) bei $L = \frac{1}{6}$ gelegen. Zwischen $\frac{1}{12}$ bis $\frac{1}{18}$ an den Schattenblättern deutliche Mosaikbildung. Unterschiede im anatomischen Bau der Licht- und Schattenblätter ähnlich wie bei Rotbuche. Assimilationsenergie ersterer gesteigert (Förderung des Palli-sadenparenchyms). Gesamtunterschiede der Begleitvegetation beider Strauchgürtel im wesentlichen edaphischen Ursprungs. Der Legföhrenwald ist gegenüber dem Grünerlengebüsch die artenreichere Formation.

Vorliegende Untersuchungen wurden — ermöglicht durch je eine Subvention der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien und des Deutschen und Österreichischen Alpenvereines, wofür der Autor hier seinen ergebensten Dank zum Ausdrucke bringt — im Sommer des Kriegsjahres 1918 ausgeführt. Für die Lichtgenußbestimmungen wurde ein Vouk'scher Insolator verwendet, mit dem mehr als 300 Messungen vorgenommen wurden. (Verwendete Vergleichstöne: Normalton und 2·45 Ton.) Zur Ermittlung der Seehöhe diente ein bis auf 2500 *m* geeichter Höhenmesser (Aneroid). Es obliegt mir noch die angenehme Pflicht, für die Revision einiger Phanerogamen Herrn Universitätsprofessor Dr. K. Fritsch in Graz, für die Bestimmung einiger Moose Herrn Dr. J. Baumgartner in Wien bestens zu danken.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

Beck, Flora von Hernstein, Wien 1884.

— Die Umkehr der Pflanzenregionen in den Dolinen des Karstes. Sitzgsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, 1906.

Breidler, Die Laubmoose Steiermarks. Mitt. d. N. V. f. St., Jahrg. 1892.

Christ, Die Geographie der Farne, Jena 1910.

Cieslar, Die Rolle des Lichtes im Walde. Mitt. aus d. forstlichen Versuchswesen Österreichs, 1904.

Furlani, Die Bedeutung des Unterlichtes für die mediterrane Macchia. Ö. b. Z., 1916.

Gaulhofer, Über die anatomische Eignung der Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtperzeption. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1908.

Gayer, Der Waldbau, Berlin 1889.

Gentner, Über Blauglanz auf Blättern und Früchten. Flora 1909.

Glowacki, Die Verteilung der Laubmoose im Leobner Bezirke. Programm des Leobner Staatsgymnasiums, 1892.

Gremblich, Der Legföhrenwald. Programm des Obergymnasiums der Franziskaner in Hall, 1893.

Graebner, Die Pflanzenwelt Deutschlands, Leipzig 1909.

Grisebach, Die Vegetation der Erde, Leipzig 1872.

Hajek, Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns. I. Bd., Leipzig—Wien 1916.

Kerner, Das Pflanzenleben der Donauländer, Innsbruck 1863.

Kerner—Hansen, Pflanzenleben, Leipzig—Wien 1913.

Kästner, Beiträge zur Ökologie einiger Waldpflanzen, Frankenberg 1911.

— Lichtgenußstudien an einigen Waldpflanzen aus der Flora der Umgebung von Frankenberg, 1913.

Kiessling, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der chemischen Lichtintensität auf die Vegetation, Halle 1895.

Klein, Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume, Jena 1905.

Lämmermayr, Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschr. d. Ak. d. Wiss. in Wien, 1911, 1913, 1915.

— Floristisches aus Steiermark. Ö. b. Z. 1918.

Magnus, Die Vegetationsverhältnisse des Pflanzenschonbezirkes bei Berchtesgaden. Ber. d. bayr. bot. Ges., 1915. (Enthält Angaben über die Höhengrenzen steirischer Pflanzen.)

Migula, Pflanzenbiologie, Leipzig 1909.

Neger, Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1913.

Pehr, Die Flora der kristallinen Kalke im Gebiete der Kor- und Saualpe. Mitt. des naturw. Vereines f. Steierm., Jahrg. 1916.

Seefried, Über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter einheimischer Schattenpflanzen. Sitzgsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, 1907, mat.-nat. Kl., Bd. CXVI.

Scharfetter, Die Vegetationsverhältnisse von Villach in Kärnten. Abh. d. zoolog.-bot. Ges. in Wien, 1911, Bd. VI, Heft 3.

— Beiträge zur Kenntnis subalpiner Pflanzenformationen. Ö. b. Z., 1918.

Schramm, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora, 4. Bd. 1912.

Schroeter, Das Pflanzenleben der Alpen, Zürich 1908.

Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart 1899.

Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena 1908.

Vierhapper, Zur Verbreitung der Kenntnis der Bergkiefer *(Pinus montana)* in den östlichen Zentralalpen. Ö. b. Z., 1914.

— Ziebe und Bergkiefer in unseren Alpen. Zeitschr. d. D. u. Ö. A. V., 1915/16.

Wagner, Illustrierte deutsche Flora, Stuttgart 1905.

Warming, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 1896.

Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig 1907.

— Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Sitzgsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, 1911.

Zederbauer, Das Lichtbedürfnis der Waldbäume und die Lichtmeßmethoden. Zentralblatt f. d. ges. Forstwesen, 1907.